

不同类型玉米品种籽粒胚乳细胞增殖与 籽粒建成的关系

谷 岩¹, 王振民¹, 何文安¹, 梁烜赫², 吴春胜¹

(1 吉林农业大学 作物研究中心, 吉林 长春 130118; 2 吉林省农业科学院, 吉林 长春 130124)

[摘 要] **【目的】**研究不同类型玉米品种籽粒胚乳细胞增殖与籽粒充实期相关性状的关系。**【方法】**以紧凑型玉米品种(先玉 335 和郑单 958)和平展型玉米品种(长城 799 和农大 364)为试验材料,于授粉后 3,5,7,10,15,20,25,30,35,40,45,50,55,60 d 取果穗中部籽粒,观测胚乳细胞数目、单粒质量、灌浆速率、淀粉含量、籽粒淀粉磷酸化酶和蔗糖转化酶活性等指标的变化动态,并分析不同玉米品种籽粒胚乳细胞增殖动态与籽粒灌浆期相关生理指标的关系。**【结果】**随着灌浆期的延长,不同玉米品种籽粒胚乳细胞数、单粒质量、淀粉含量均呈“S”型曲线增长,籽粒胚乳细胞数在授粉后 20 d 基本稳定。胚乳细胞数与单粒质量、淀粉含量和灌浆速率均呈极显著正相关;籽粒充实期的生理状态影响着籽粒灌浆,淀粉磷酸化酶和蔗糖转化酶活性在灌浆期呈现单峰曲线,但峰值出现时间因品种而异,紧凑型玉米酶活性最高点出现时间要晚于平展型玉米;籽粒胚乳细胞数与这两种酶活性均呈显著相关。**【结论】**玉米籽粒中胚乳细胞数与胚乳细胞的充实状态、籽粒单粒质量、灌浆速率、淀粉含量、淀粉磷酸化酶蔗糖转化酶活性均呈显著正相关;要提高玉米产量,应在灌浆前期提高胚乳细胞增殖速率和灌浆速率,保证光合产物快速充分地运送到籽粒中去,使籽粒淀粉积累达到最佳状态,进而达到高产。

[关键词] 玉米;籽粒;胚乳细胞增殖

[中图分类号] S513.01

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2010)01-0090-07

Relationship between endosperm cell proliferation and seed formation in maize of different types

GU Yan¹, WANG Zhen-min¹, HE Wen-an¹, LIANG Xuan-he², WU Chun-sheng¹

(1 The Research Center of Crop, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118, China;

2 Academy of Agricultural Sciences of Jilin Province, Changchun, Jilin 130124, China)

Abstract: **【Objective】**The proliferation process of endosperm cell and its relationship with the correlative properties of grain in filling stage were studied. **【Method】**The upright maize varieties Xianyu 335 and Zhengdan 958 and the common maize varieties Changcheng 799 and Nongda 364 were chosen as the experiment material. Central kernels were collected after the pollination stage, endosperm cell number, kernel weight, filling rate, starch content, starch phosphorylase and invertase were determined, and the relationship was analysed. **【Result】**The endosperm cell, grain weight and starch content kept increasing in the entire grain-filling period and the increase appeared like an “S” shape. The endosperm cell number of corn grain was determined on the 20th day after pollination. The endosperm cell number had significantly positive correlation with grain weight, starch content and the filling rate of kernels. The filling rate of kernels was evidently affected by physiological activity of kernels. The activities of invertase and starch phosphorylase

* [收稿日期] 2009-05-14

[基金项目] 国家粮食丰产工程项目“玉米超高产生理生化特性研究”(2004BA520A09)

[作者简介] 谷 岩(1981—),女,吉林长春人,助理研究员,主要从事作物栽培生理生态学研究。E-mail: guyan810831@163.com

[通信作者] 吴春胜(1956—),男,吉林长春人,教授,博士生导师,主要从事作物栽培生理生态学研究。
E-mail: wcs8131587@yahoo.com.cn

appeared a single peak during the filling period, and the peak in upright maize occurred later than the common maize varieties. The endosperm cell had significantly positive correlation with the activities of invertase and starch phosphorylase. 【Conclusion】 The endosperm cell number had significantly positive correlation with the kernel weight, filling rate, starch content, starch phosphorylase and invertase. In order to improve high-super yield, we must enhance the rate of endosperm cell proliferation and the filling before the filling period, and ensure the transportation of photosynthetic production to kernels quickly and repletely.

Key words: maize; kernel; endosperm cell proliferation

玉米胚乳质量占籽粒质量的80%左右。玉米胚乳的生长首先是胚乳细胞的分裂增殖,然后是淀粉的积累,因此胚乳细胞的发育、增殖和充实状况,直接影响玉米籽粒的质量与品质^[1]。

目前,关于小麦、水稻、玉米籽粒胚乳细胞增殖动态的研究较多。郭文善等^[2]研究了小麦籽粒胚乳细胞增殖动态与籽粒形态发育和粒质量的关系,指出小麦籽粒胚乳细胞数目、胚乳细胞充实度与粒质量均存在显著或极显著正相关;王蔚华等^[3]研究了小麦籽粒胚乳细胞增殖与物质充实动态,指出在胚乳细胞增殖阶段保持籽粒中的高蔗糖环境能促进胚乳细胞增殖;周竹青等^[4]用Richards方程对3种粒型小麦品种胚乳细胞增殖动态进行了模拟,并对整个增殖过程进行了详尽分析。朱庆森等^[5]对不同水稻增殖速率的研究表明,胚乳细胞数主要决定于细胞的增殖速率;Wang等^[6]对粒质量差异显著的2种水稻颖果的发育进行比较后认为,大粒品种的最终胚乳细胞数目和每个细胞的平均干质量都大于小粒品种。李伯航等^[7]研究发现,夏玉米的胚乳细胞数呈典型的“S”型动态增殖曲线;王忠等^[8]探讨了玉米籽粒胚乳细胞增殖过程,提出籽粒鲜质量与胚乳细胞数呈正相关;李绍长等^[9]研究了玉米籽粒胚乳细胞增殖与库容充实的关系,认为同一品种单粒质量的差异由灌浆速率决定,而不同品种单粒质量的差异由灌浆持续期决定;孙庆泉等^[10]研究证实,玉米籽粒胚乳细胞数目增殖和籽粒的活性状态与籽粒质量增加密切相关;王晓燕等^[11]则以不同产量潜力玉米为试验材料,指出玉米胚乳细胞数目是决定单粒质量的主要原因。然而当前针对不同类型玉米在生长发育过程中胚乳细胞增殖动态与籽粒综合相关因素的研究较少。本试验以目前吉林省主推的2个紧凑型玉米品种和2个平展型玉米品种为供试材料,观测其籽粒胚乳细胞的增殖动态及籽粒单粒质量、淀粉积累量和相关合成酶活性的变化动态,以期探讨玉米胚乳产量和品质的形成机理、提高单粒质量和籽粒商品品质提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料为紧凑型玉米品种先玉335和郑单958,分别由先锋公司和河南金博士种业有限公司提供;普通平展型玉米品种长城799和农大364,分别由长城种业公司和中国农业大学提供。

1.2 试验设计

试验于2008年在吉林农业大学试验站进行。土壤为典型黑土,上等肥力水平,有机质含量26.9 g/kg,碱解氮120 mg/kg,速效磷16.5 mg/kg,速效钾122 mg/kg,全氮1.645 g/kg,全磷0.85 g/kg, pH值6.8。试验采用随机区组设计,3次重复。每小区10行,行长10 m,垄距0.65 m,小区面积为65 m²。区组两边各设2行保护行。各品种按照最佳密度于2008-04-29播种,先玉335和郑单958为7.5万株/hm²,长城799和农大364为4.5万株/hm²。用密度绳穴播。底肥施入有机肥40 m³/hm²,纯氮50 kg/hm²,P₂O₅120 kg/hm²,K₂O120 kg/hm²;播种时施入种肥,其中纯氮40 kg/hm²,P₂O₅30 kg/hm²,K₂O30 kg/hm²;拔节期和大喇叭口期分别施纯氮80和110 kg/hm²作为追肥。在玉米整个生育时期进行常规田间管理,于吐丝期选取生长一致的植株进行人工授粉后套袋,于授粉后3,5,7,10,15,20,25,30,35,40,45,50,55,60 d,分别取各品种人工授粉果穗5穗测定相关指标,2008-09-26收获测产。

1.3 测定指标及其方法

取人工授粉果穗5穗,剥取中部籽粒800粒,分别用于籽粒胚乳细胞数、淀粉含量、灌浆速率、淀粉合成酶和籽粒质量的测定。

1.3.1 籽粒胚乳细胞计数 将10~15粒样品用FAA固定液固定于小瓶中,保存于-40℃冰箱,参照张祖建等^[12]和李绍长等^[9]的方法测定胚乳细胞数。每粒胚乳细胞数=(视野中平均细胞数×滤膜面积/视野面积)×(酶解液体积/用于抽滤的悬浮细

胞液体积)/酶解的籽粒数。

籽粒细胞增殖动态可用 Richard 方程拟合： $W=A(1+Be^{-kt})^{-1/N}$ (式中 A 、 B 、 k 、 N 均为参数)。根据方程求导数可得胚乳细胞增殖的特征参数：

籽粒胚乳细胞增殖速率最大时的时间 $t_{\max}/d=(\ln B-\ln N)/k$ ；

籽粒胚乳细胞增殖速率最大时的胚乳细胞数 $W_{\max}/(\times 10^4)=A(N+1)^{-1/N}$ ；

籽粒胚乳细胞增殖最大速率 $G_{\max}=(kW_{\max}/N)\times[1-(W_{\max}/A)^N]$ ；

籽粒胚乳细胞增殖速率最大时的胚乳细胞数与增殖终止时的细胞数的比值 $I=W_{\max}/A$ ，其中 $A(\times 10^4)$ 为最终籽粒胚乳细胞数。

1.3.2 籽粒质量和灌浆速率的测定 籽粒于 105℃ 杀青 30 min, 80℃ 烘干后称质量, 计算单粒质量。

各时期籽粒的平均灌浆速率=(测定时的平均单粒质量-前一时期平均单粒质量)/间隔时间, 单位为“mg/(粒·d)”。

1.3.3 籽粒淀粉含量测定 籽粒淀粉含量采用近红外谷物分析仪(Foss Infratec 1241 Grain Analyzer)测定, 并用经典方法(旋光法)对仪器及分析结果进行校正。

1.3.4 籽粒淀粉磷酸化酶和蔗糖转化酶活性测定

称取新鲜籽粒 1.000 g 放入预冷冰浴研钵中, 加 5 mL 预冷酶提取液(0.1 mol/L tris-maleate buffer, pH 6.5, 体积分数 1% PVP)研磨至匀浆, 纱布过滤, 15 557×g 冷冻离心 15 min, 上清液即为酶提取液, 酶活性测定参照 Douglas 等^[13]的方法。

1.4 数据分析

数据采用 Microsoft Excel 2003 软件进行处理, 用 SPSS 13.0 进行方差分析和相关分析。

2 结果与分析

2.1 不同品种玉米籽粒胚乳细胞的增殖动态

图 1 表明, 在整个灌浆期, 不同品种玉米籽粒胚

乳细胞增殖趋势表现一致, 均为“慢-快-慢”的变化趋势, 呈“S”型曲线变化。总的来说, 玉米籽粒在授粉后 3~5 d 为“缓慢增长期”, 7~20 d 为“快速增长期”; 在授粉后 25 d, 各品种籽粒胚乳细胞数达到最大值, 且先玉 335>郑单 958>长城 799>农大 364; 此后超高产玉米品种先玉 335 和郑单 958 籽粒胚乳细胞数保持基本稳定的趋势, 而长城 799 和农大 364 略有下降。在灌浆前期, 玉米品种间胚乳细胞数差异不大; 授粉 15~20 d, 先玉 335 和郑单 958 籽粒胚乳细胞分裂加快, 胚乳细胞数也明显大于长城 799 和农大 364, 平均增加 20.22%; 到授粉后 35 d, 各品种籽粒胚乳细胞数顺序依次为先玉 335>郑单 958>农大 364>长城 799。

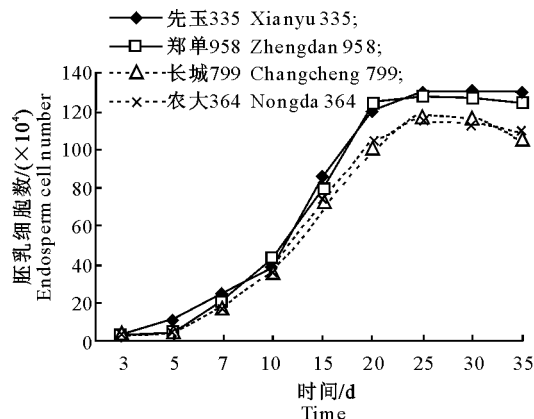


图 1 不同品种玉米籽粒胚乳细胞的增殖动态
Fig. 1 Proliferation of endosperm cell of kernel in maize of different varieties

胚乳细胞增殖速率反映了籽粒胚乳细胞分裂的快慢, 用 Richard 方程 $W=A(1+Be^{-kt})^{-1/N}$ 模拟各品种玉米籽粒胚乳细胞的增殖动态(表 1), 方程的决定系数(R^2)在 0.993 8~0.997 1。由表 1 可见, 4 个品种玉米籽粒胚乳细胞平均增殖速率 G_{mean} 不同, 大小顺序为郑单 958>先玉 335>长城 799>农大 364; 而胚乳细胞最大增殖速率以先玉 335 最高, 长城 799 最低。

表 1 不同品种玉米籽粒胚乳细胞增殖的特征参数

Table 1 Proliferation parameter of endosperm cell of kernel in maize of different varieties

品种 Variety	$A/(\times 10^4)$	$t_{\max}/d$	$G_{\max}$	G_{mean}	$W_{\max}/(\times 10^4)$	I	R^2
先玉 335 Xianyu 335	129.430 8	14.517 2	9.843 3	5.574 7	87.485 2	0.675 9	0.997 1
郑单 958 Zhengdan 958	124.921 7	13.409 8	8.965 7	6.037 3	80.541 3	0.644 7	0.995 5
长城 799 Changcheng 799	105.790 5	10.910 7	7.126 7	4.453 1	36.725 1	0.347 2	0.993 8
农大 364 Nongda 364	109.344 9	11.241 5	7.404 1	4.388 7	37.358 4	0.341 7	0.995 4

2.2 不同品种玉米籽粒干物质积累和灌浆速率的变化动态

玉米籽粒质量的增加即干物质积累进程,与籽粒胚乳细胞数增殖在时间上不同步,籽粒质量的增加比胚乳细胞数增殖进程晚,且不同玉米品种间存在差异。由图2可见,在授粉后5~15 d,玉米籽粒单粒质量增加缓慢,品种间无显著差异;随着时间的推移,单粒质量迅速增加,长城799和农大364在授粉后50 d单粒质量基本稳定,此后无显著变化,而先玉335和郑单958在授粉50 d后仍然稳步提高,

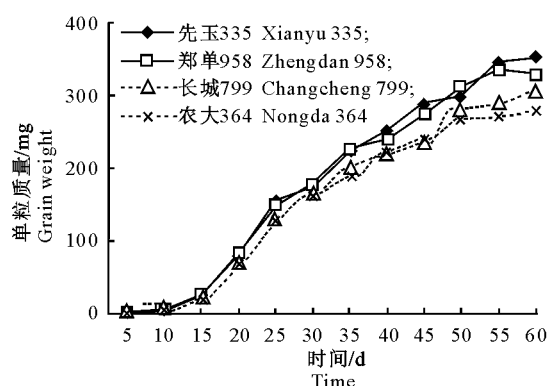


图2 不同品种玉米籽粒单粒质量的增长动态
Fig. 2 Increase dynamics of single-kernel weight in maize of different varieties

2.3 不同品种玉米籽粒淀粉含量的变化动态

籽粒干质量的增加不仅取决于胚乳细胞数的多少,还取决于胚乳细胞的物质充实过程即淀粉的积累速度和积累时间。玉米籽粒淀粉含量动态分析结果(图4)表明,4个玉米品种的籽粒淀粉含量均呈现“S”型曲线变化。灌浆前期(授粉后5~10 d),淀粉含量增加缓慢,此后迅速增加,与单粒质量的变化趋势基本一致;授粉后35 d,淀粉含量增加变缓,但由于此期单粒质量仍在增加(图2),导致淀粉积累量也在增加。在籽粒成熟期,淀粉总积累量达到最大值。

2.4 不同品种玉米籽粒蔗糖转化酶和淀粉磷酸化酶活性的变化动态

玉米籽粒淀粉由蔗糖在籽粒中经过一系列酶的催化作用转化而来,蔗糖转化酶和淀粉磷酸化酶在此过程中起到重要作用^[14]。蔗糖转化酶主要调控籽粒中蔗糖的合成和分解,将进入籽粒的蔗糖降解为UDPG以提供葡萄糖供体,为籽粒中淀粉、蛋白质等物质的生物合成提供底物;而淀粉磷酸化酶主要是将葡萄糖供体磷酸化,调控籽粒中淀粉的生物合成。

在55 d趋于稳定,4个玉米品种最终单粒质量顺序为先玉335>郑单958>长城799>农大364。

由图3可以看出,不同玉米品种籽粒灌浆速率变化呈单峰型,各品种峰值出现时间不同,先玉335和郑单958峰值出现在授粉后35 d,长城799和农大364峰值出现在授粉后30 d。灌浆前期,长城799和农大364籽粒灌浆速率高于先玉335和郑单958,到授粉35 d后其灌浆速率迅速下降,并低于先玉335和郑单958。

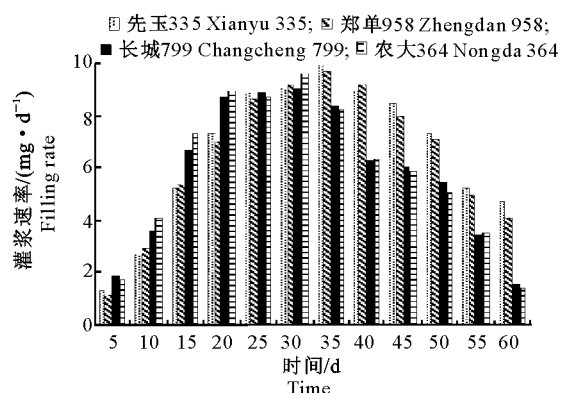


图3 不同品种玉米籽粒灌浆速率的变化动态
Fig. 3 Dynamics of filling rate of kernel in maize of different varieties

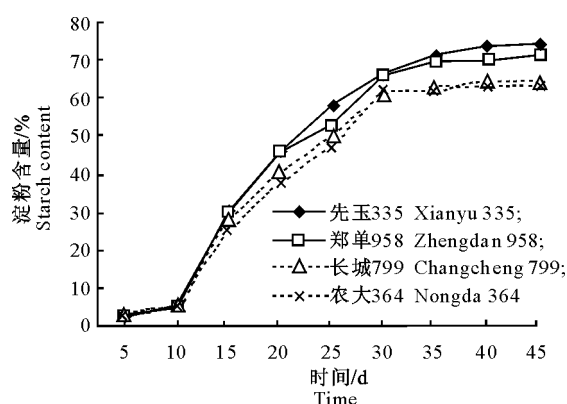


图4 不同品种玉米籽粒淀粉含量的变化动态
Fig. 4 Dynamics of starch content in maize of different varieties

由图5可见,授粉后45 d内,各品种玉米籽粒蔗糖转化酶和淀粉磷酸化酶活性的变化均为单峰曲线,但峰值出现时间不同。蔗糖转化酶峰值出现时间在授粉后20~25 d,淀粉磷酸化酶则较之晚5 d。授粉后25 d,不同玉米品种间酶活性呈现显著差异,先玉335和郑单958籽粒酶活性大于农大364和长城799。此外,不同品种玉米籽粒2种酶活性峰值出现时间也不同,先玉335和郑单958的2种酶活

性最大值分别出现在授粉后 25 d(蔗糖转化酶)和 30 d(淀粉磷酸化酶),而长城 799 和农大 364 籽粒酶活性峰值出现在授粉后 20 d(蔗糖转化酶)和 25 d

(淀粉磷酸化酶)。籽粒蔗糖转化酶和淀粉磷酸化酶的活性差异,在一定程度上决定了籽粒中的淀粉积累量和物质合成总量,最终导致产量的不同。

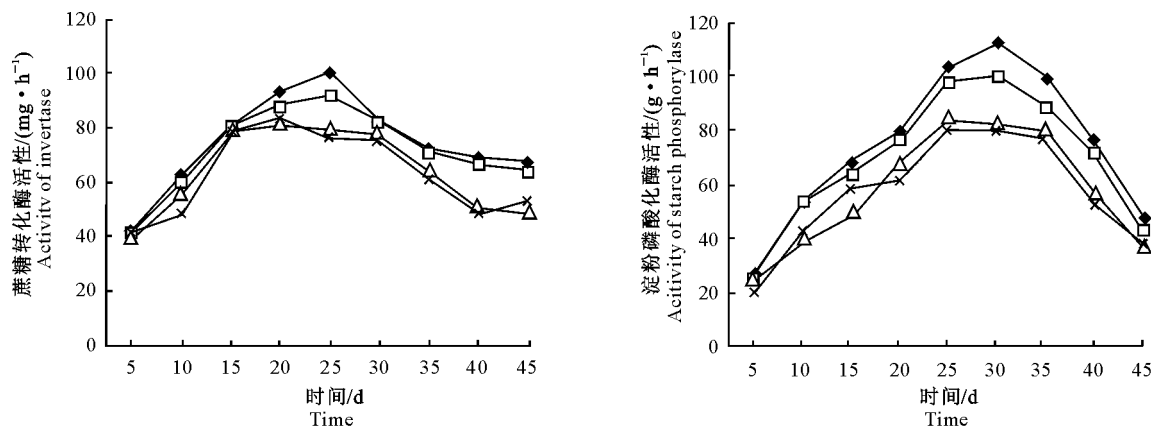


图 5 不同品种玉米籽粒蔗糖转化酶和淀粉磷酸化酶活性的变化动态

—◆—, 先玉 335; —□—, 郑单 958; —△—, 长城 799; —×—, 农大 364

Fig. 5 Dynamics of activity of invertase and starch phosphorylase in maize of different varieties

—◆—, Xianyu 335; —□—, Zhengdan 958; —△—, Changcheng 799; —×—, Nongda 364

2.5 不同品种玉米籽粒胚乳细胞增殖与籽粒性状的相关性分析

由表 2 可以看出,籽粒中胚乳细胞数目的多少和胚乳细胞的充实状态,与籽粒单粒质量、灌浆速率、淀粉含量、淀粉磷酸化酶和蔗糖转化酶活性均呈显著正相关。相关分析结果(表 2)表明,4 个玉米品种的籽粒胚乳细胞数目与单粒质量的关系均呈极显著正相关,相关系数为 0.905 1~0.973 0 ($P < 0.01$),说明籽粒胚乳细胞的增殖对单粒质量的提高

有显著促进作用;胚乳细胞充实主要是淀粉的积累,胚乳细胞数与籽粒淀粉含量和灌浆速率也呈极显著正相关。4 个玉米品种的籽粒胚乳细胞数与淀粉磷酸化酶呈极显著正相关,相关系数为 0.873 1~0.964 1;而与蔗糖转化酶活性的相关性因品种而异,先玉 335 和郑单 958 籽粒胚乳细胞数与蔗糖转化酶活性呈极显著正相关 ($P < 0.01$),而普通玉米呈显著相关 ($P < 0.05$),相关系数为 0.657 4(农大 364)和 0.718 2(长城 799)。

表 2 不同品种玉米籽粒胚乳细胞增殖与籽粒灌浆期生理指标的相关性

Table 2 Relation between endosperm cell number and indexes during filling stage

品 种 Variety	单粒质量 Grain weight	灌浆速率 Filling rate	淀粉含量 Starch content	淀粉磷酸化酶 Starch phosphorylase	蔗糖转化酶 Invertase
先玉 335 Xianyu 335	0.952 1**	0.979 1**	0.982 8**	0.925 9**	0.858 8**
郑单 958 Zhengdan 958	0.912 7**	0.952 8**	0.956 7**	0.873 1**	0.825 5**
长城 799 Changcheng 799	0.905 1**	0.987 7**	0.964 1**	0.964 1**	0.718 2*
农大 364 Nongda 364	0.973 0**	0.967 9**	0.975 8**	0.948 1**	0.657 4*

注: * 表示 P 在 0.05 水平上差异显著; ** 表示 P 在 0.01 水平上差异显著。

Note: * means significant difference at 0.05 level; ** means significant difference at 0.01 level.

3 讨 论

玉米要实现超高产,有大的库容是重要前提。籽粒胚乳细胞数目既反映了籽粒库的潜力,也反映了该潜力的实现程度,而单个胚乳细胞的充实状态也对产量的提高具有重要作用。张祖建等^[15]提出,提高水稻籽粒充实程度应从促进胚乳细胞分裂和增加单个胚乳细胞灌浆物质两个方面入手。首先,较多的胚乳细胞可以促使籽粒以较快的速度积累同化

产物,同时容纳和积累较多的淀粉粒。胚乳细胞形成后,籽粒生长进入有效灌浆期,即籽粒淀粉粒的充实扩大期,完成淀粉的积累和单粒质量的增加。本研究表明,籽粒胚乳细胞数在授粉后 20 d 左右即达到或接近最高,这与 Jones^[16] 和秦大鹏等^[1] 的研究结果基本一致。在此阶段,玉米淀粉含量和籽粒单粒质量正处于快速增加时期,说明此时胚乳细胞停止或减少分裂,胚乳细胞构建基本完成,淀粉积累速度加快,胚乳细胞转以淀粉积累为主,籽粒生长进入

淀粉粒的充实阶段。Pinto^[17]指出,玉米胚乳细胞数与胚乳干质量、籽粒干质量、体积、淀粉含量和每个胚乳中的淀粉粒数呈正相关。李绍长等^[9]研究表明,胚乳细胞数目与籽粒灌浆速率和灌浆持续期均呈极显著正相关,提出胚乳细胞数的不同是引起单粒质量存在差异的主要原因。本试验对不同产量潜力玉米籽粒胚乳细胞增殖动态规律进行研究后发现,果穗籽粒胚乳细胞数目与籽粒淀粉含量、灌浆速率和单粒质量均呈极显著正相关。供试的4个玉米品种中,紧凑型有高产潜力的玉米品种先玉335和郑单958的各项指标均高于普通玉米长城799和农大364。

淀粉是玉米籽粒的主要组成成分,占籽粒干质量的70%左右,玉米籽粒的灌浆过程主要是淀粉合成和积累的过程。茎、叶等源器官制造的光合产物以蔗糖形式运输到库器官(籽粒),在一系列酶的催化作用下形成淀粉^[18]。其中,蔗糖转化酶和淀粉磷酸化酶在籽粒淀粉合成过程中起重要作用。本研究表明,玉米籽粒胚乳细胞数目与蔗糖转化酶和淀粉磷酸化酶活性呈极显著或显著正相关,籽粒淀粉积累速率与酶活性也呈现显著正相关,推测玉米淀粉合成相关酶活性受籽粒淀粉积累的反馈调节。本试验结果表明,不同玉米品种籽粒的蔗糖转化酶活性在籽粒充实期间一致表现为先玉335和郑单958大于普通玉米长城799和农大364,说明籽粒蔗糖转化酶与籽粒充实有关,较高的籽粒蔗糖转化酶活性有利于籽粒的干物质积累,进而增加单粒质量,但其动态变化曲线与籽粒灌浆速率曲线并不同步,而淀粉磷酸化酶的活性变化与籽粒灌浆速率基本同步。这与孙庆泉等^[10]的研究结果一致,可能是由于蔗糖转化酶活性是影响籽粒增重的间接因素。

胚乳细胞形成时的环境因素和栽培条件也会影响胚乳细胞的形成,最终影响产量。因此,已具备了高产潜力的玉米品种,其产量潜力的实现也要依靠科学的栽培管理技术,以使其高产潜力得到充分发挥。因此应适时播种,使玉米在胚乳细胞分裂期处于有利的光照和温度条件下,并通过一定的肥水管理保证籽粒灌浆期有充足的无机营养,以提高灌浆前期胚乳细胞的增殖速率和灌浆速率,保证光合产物快速充分地运送到籽粒中去,使籽粒淀粉积累达到最佳状态,从而达到高产的目的。本试验仅从分析玉米籽粒胚乳细胞增殖与籽粒相关性状关系的角度,为籽粒产量的确定提供了较为可行的选择目标,这为未来玉米的栽培和育种工作提供了理论依据。

[参考文献]

- [1] 秦大鹏,刘鹏,王空军,等. 高淀粉玉米籽粒胚乳细胞增殖与淀粉积累的关系[J]. 山东农业科学, 2008(8): 35-39.
Qin D P, Liu P, Wang K J, et al. Relationship between endosperm cell proliferation and starch accumulation in high-starch maize grain [J]. Shandong Agricultural Sciences, 2008(8): 35-39. (in Chinese)
- [2] 郭文善,周振兴,彭永新,等. 小麦籽粒胚乳细胞增殖动态及其与粒重的关系[J]. 江苏农学院学报, 1997, 18(3): 15-20.
Guo W S, Zhou Z X, Peng Y X, et al. Proliferation of endosperm cells and its relation to grain weight in wheat [J]. Journal of Jiangsu Agricultural College, 1997, 18(3): 15-20. (in Chinese)
- [3] 王蔚华,郭文善,方明奎,等. 小麦籽粒胚乳细胞增殖及物质充实动态[J]. 作物学报, 2003, 29(5): 779-784.
Wang W H, Guo W S, Fang M K, et al. Endosperm cell proliferation and grain filling dynamics in wheat [J]. Acta Agronomica Sinica, 2003, 29(5): 779-784. (in Chinese)
- [4] 周竹青,朱旭彤,王维金. 三种粒型小麦品种胚乳细胞增殖动态研究[J]. 生物数学学报, 2004, 19(1): 123-126.
Zhou Z Q, Zhu X T, Wang W J. Study on the dynamic of endosperm proliferation cell in wheat cultivars (Lines) with three grain types [J]. Journal of Biomathematics, 2004, 19(1): 123-126. (in Chinese)
- [5] 朱庆森,刘立军,王志琴,等. 水稻发育胚乳中细胞增殖与细胞分裂素含量的关系[J]. 作物学报, 2004, 30(1): 11-27.
Zhu Q S, Liu L J, Wang Z Q, et al. The relationship between proliferation of endosperm cell and cytokinin contents [J]. Acta Agronomica Sinica, 2004, 30(1): 11-27. (in Chinese)
- [6] Wang Z, Gu Y J, Hirasawa T, et al. Comparison of caryopsis development between two rice varieties with remarkable difference in grain weights [J]. Acta Botanica Sinica, 2004, 46(6): 698-710.
- [7] 李伯航,崔彦宏. 夏玉米胚乳细胞建成与粒重关系研究[J]. 河北农业大学学报, 1989, 12(4): 39-45.
Li B H, Cui Y H. Studies on the relationship between endosperm cell development and kernel weight of summer-maize (*Zea mays* L.) [J]. Journal of Hebei Agricultural University, 1989, 12(4): 39-45. (in Chinese)
- [8] 王忠,顾蕴洁,李卫芳,等. 玉米胚乳的发育及其养分输入的途径[J]. 江苏农学院学报, 1997, 18(3): 1-7.
Wang Z, Gu Y J, Li W F, et al. The development of endosperm in maize and its nutrients transporting way [J]. Journal of Jiangsu Agricultural College, 1997, 18(3): 1-7. (in Chinese)
- [9] 李绍长,陆嘉惠,孟宝民,等. 玉米籽粒胚乳细胞增殖与库容充实的关系[J]. 玉米科学, 2000, 8(4): 45-47.
Li S C, Lu J H, Meng B M, et al. The relationship between endosperm cell differentiation and grain filling [J]. Journal of Maize Sciences, 2000, 8(4): 45-47. (in Chinese)
- [10] 孙庆泉,吴元奇,胡昌浩,等. 不同产量潜力玉米籽粒胚乳细胞增殖与籽粒充实期的生理活性[J]. 作物学报, 2005, 31(5): 612-618.

- Sun Q Q, Wu Y Q, Hu C H, et al. Physiological activities and multiplication of endosperm cell at filling stage of kernels with different yield potential in maize [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(5): 612-618. (in Chinese)
- [11] 王晓燕,董树亭,高荣岐,等. 不同类型玉米胚乳细胞增殖动态及其与粒重的关系 [J]. *华北农学报*, 2006, 21(2): 23-26.
Wang X Y, Dong S T, Gao R Q, et al. Endosperm cell proliferating and its relation to grain weight in different types of maize [J]. *Acta Agriculture Huabei Sinica*, 2006, 21(2): 23-26. (in Chinese)
- [12] 张祖建,朱庆森,王志琴. 水稻胚乳细胞计数方法研究 [J]. *江苏农学院学报*, 1996, 17(2): 7-11.
Zhang Z J, Zhu Q S, Wang Z Q. A method of counting endosperm cells in rice grain [J]. *Journal of Jiangsu Agricultural College*, 1996, 17(2): 7-11. (in Chinese)
- [13] Douglas C D, Tsung M K, Frederick C F. Enzymes of sucrose and hexose metabolism in developing kernels of two inbreds of maize [J]. *Plant Physiology*, 1988, 86: 1013-1019.
- [14] 刘霞,尹燕桦,贺明荣,等. 播期对小麦品种冀城 8901 籽粒淀粉合成相关酶活性及淀粉组分积累的影响 [J]. *作物学报*, 2006, 32(7): 1063-1070.
- Liu X, Yin Y P, He M R, et al. Effects of sowing date on activities of enzymes involved in grain starch synthesis and starch component accumulation in wheat cultivar gaocheng 8901 [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(7): 1063-1070. (in Chinese)
- [15] 张祖建,王志琴,朱庆森,等. 水稻胚乳增殖动态分析及籽粒生长的关系 [J]. *作物学报*, 1998, 24(3): 257-264.
Zhang Z J, Wang Z Q, Zhu Q S, et al. Proliferation and filling of endosperm cell in relation to the source-sink characteristics of rice varieties [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1998, 24(3): 257-264. (in Chinese)
- [16] Jones F J. Thermal environment during endosperm cell division in maize: Effects on number of endosperm cells and starch granules [J]. *Crop Science*, 1985, 25: 830-834.
- [17] Pinto. Influence of endosperm cell number on kernel size and weight in maize [J]. *Dis-sertation Abstracts International B. Sciences and Engineering*, 1986, 46(11): 3653B.
- [18] Emes M J, Bowsher C G, Hedley C, et al. Starch synthesis and carbon partitioning in developing endosperm [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54: 569-575.

(上接第 89 页)

- [12] 郭志鸿,张金文,王蒂,等. 用 RNA 干扰技术创造高直链淀粉马铃薯材料 [J]. *中国农业科学*, 2008, 41(2): 494-501.
Guo Z H, Zhang J W, Wang D, et al. Using RNAi technology to produce high-amylose potato plants [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(2): 494-501. (in Chinese)
- [13] Sunilkumar G, Campbell L M, Puckhaber L, et al. Engineering cottonseed for use in human nutrition by tissue-specific reduction of toxic gossypol [J]. *Applied Biological Sci*, 2006, 103(48): 18054-18059.
- [14] Hofen R, Willmitzer L. Storage of competent cells for *Agrobacterium* transformation [J]. *Nucleic Acids Research*, 1988, 16: 9877.
- [15] Stoutjesdijk P A, Singh S P, Liu Q, et al. HpRNA-mediated targeting of the Arabidopsis FAD2 gene gives highly efficient and stable silencing [J]. *Plant Physiol*, 2002, 129(4): 1723-1731.
- [16] Wesley S V, Helliwell C A, Smith N A, et al. Construct design for efficient, effective and high-throughput gene silencing in plants [J]. *Plant Journal*, 2001, 27(6): 581-590.