

從玉米花絲生育看種子生產

種苗改良繁殖場 黃俊杉

一、前言

玉米為雌雄同株異花(monoecious)植物，但其雄花穗 (tassel)位於主莖頂端，而雌花穗(car)則由腋生頂端 (axillary apex)分化發育而成。雄花穗成熟時，其花葯由小穗花伸出並散落花粉；雌花則由穗軸上著生的多層苞葉保護，當其小穗花分化完全時，柱頭(stigma)，花柱(style)即開始發育呈絲狀的伸長，通常稱為花絲(silk)，最後伸突出苞葉暴露於外以接受花粉，並提供水分供花粉粒發芽、花粉管生長及引導花粉管通過子房壁，達到卵囊完成受精過程(Kiesselback,1949)。

一般而言，每一雄花穗可產生25,000,000個花粉粒，平均每一個花絲可接受25,000個花粉，可謂花粉量足以供應授粉所需(Kiesselback,1949)。許多研究指出缺水效應對於玉米授粉期之影響，對於花絲的影響大於花粉活性甚而花粉水分潛勢低至 -12.5Mpa 時，花粉仍具有活力，並未降低果穗的子實粒數 (Westgate 和 Boyer,1986)。因此花粉並非為限制結實的因子。但是當花絲伸出和花粉散發時間不具一致性(asynchrony)時，花粉量則顯得不足，常導致果穗結實低落。Bolanos和Edmeades(1993)報告指出，當花粉散發至花絲伸出期間(anthesis to silking interval,ASI)，由0天增加至10天期間，其產量隨著ASI每增加1天平均降低8.7%。

然而玉米雌雄花花期配合性不佳之產生，以花粉源為基準，則有吐絲期較花粉散發期為早，另一則為晚等情形。若是以花絲生育而言，則牽涉到花絲的老化及生長速率等，本文即針對此花絲生育與結實關係進行探討。

二、玉米花絲的伸長與老化

玉米雌小穗花的形成乃由穗基部往穗尖呈極性順序發育(Kiesselback,1949)。因此果穗花絲的發育伸長，亦應由發育順序由基部先行伸長；唯Bassetti和Westgate (1993)發現首先自苞葉中伸出的花絲，實為源自靠近穗基第6至15著生位置的雌花，而非來自基部，且全穗花絲抽出的速率隨品種而有差異，此可能與花序形成的時間差異所致。一般玉米果穗總花絲抽出約需4至8天。

花絲自始抽出後，若未予以授粉，則其伸長長度快速增加而後趨緩，終至老化停止伸長，花絲伸長期間約為9至11天。花絲伸長速率之差異，可能是由於苞葉發育之差異所造成，通常苞葉較大者較為延遲。花絲的伸長乃由於細胞的增生與膨大而來，而細胞的增大需藉水分潛勢 (Ψ_w) 梯級差異，使水分進入細胞、維持膨壓，促使細胞壁延伸。因此花絲的伸長常受到環境的影響，例如植株處於缺水逆境，則其伸長速率降低或甚而停止生長。據試驗資料所示玉米植株給予斷水處理，其花絲

將隨著植株的 Ψ_w 降低，伸長速率亦下降，而當 Ψ_w 達到 -0.75Mpa 時則停止生長。且花絲之伸長主要發生於夜間。

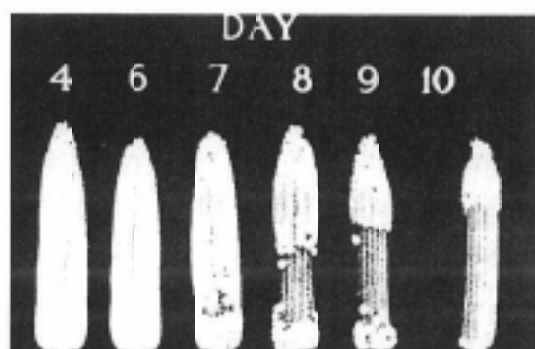
當花絲伸長達到最大量且不再伸長時，表示花絲已經呈現老化。而老化花絲出現的先後亦同於自苞葉伸出的順序。一般花絲老化之徵象，首先在花絲連接於子房基部約2-3mm部位的細胞喪失其膨脹性，此部位即為離層區(abscission zone)。首先花絲介於表皮細胞及維管束之間的細胞失去完整性，進而介於維管束間的細胞亦失去完整性，最後整個離層區壞疽，整個老化過程約2天；另一種老化徵象，首先發生介於維管束之間的細胞失去完整性，漸而介於表皮細胞及維管束之間的細胞亦失去完整性，至整個離層區壞疽，當自花絲細胞出現失去完整性或組織壞疽現象，均可視為花絲之老化。此老化徵象與花粉管進入子房後形成皺縮的離層區非常類似，唯授粉後的花絲將在離層區內的維管束形成裂縫導致其花絲的斷離，但老化的花絲並沒有自子房脫離。一般花絲先出現老化約在於吐絲始期後約7-8天左右，當花絲開始老化後4-6天，幾乎果穗所有花絲均呈現老化。

雖然品種間花絲發育的差異僅有數日，但由於環境的差異，將使玉米之授粉、受精及結實影響甚大。尤以雜交玉米種子之生產。因為花絲呈現老化將喪失其花粉接受性的功能。Bassetti和Westgate(1993)曾將玉米於吐絲始期後4至10天以人工授粉，進行果穗結實率調查，其結實率與未老化的花絲比率呈正相關，如圖二所示，當果穗達最高結實後1~2天即降低

結實率，足見花絲老化導致雌花功能喪失。老化花絲喪失花粉接受性，原因可能是花絲的花粉接受區太乾，其細毛體被覆高密度的角質層，降低滲透性，限制了水分流向花粉粒，致使花粉無法發芽與花粉



圖一、玉米田花序及抽花絲情形



圖二、吐絲始期後第4至10天授粉果穗結實情形
(圖片來源:Bassetti和Westgate 1993 Crop Sci. 33)

管伸長。另一原因乃由於花絲離層區組織壞疽，限制了花粉管進入子房。Bassetti和Westgate(1993)發現花絲開始老化初期的24小時內授粉仍可使花粉粒發芽及花粉管伸長，但其結實率卻不高，實乃因花粉於花絲離層區限制了花粉管繼續伸長。

三、玉米授粉期花絲的缺水效應

花絲對於植株缺水反應之敏感性高於花粉，隨著植株缺水處理，葉片 Ψ_w 下降，花絲的 Ψ_w 亦隨之降低，但許多報告指出植株缺水對花粉的水分潛勢變化較不敏感。CWestgate和Boyer(1986)將玉米植株於開花期行斷水處理，其花絲 Ψ_w 隨處理天數而下降，相對地花粉的 Ψ_w 則未有差異，若取不同 Ψ_w 的花絲及花粉來源行互相授粉，來了解授粉期缺水逆境下究竟是花粉或花絲造成結實之降低，結果在具較高 Ψ_w 的花絲上授粉，不因花粉 Ψ_w 的變化(甚至 Ψ_w 低至 -12.5Mpa)，結實率有明顯的降低；反之具較高 Ψ_w 的花粉授予不同 Ψ_w 的花絲上，其結實則隨著花絲 Ψ_w 的降低而降低，當花絲 Ψ_w 達 -1.2Mpa 時已無子實產生，但在此時未有子實發育並由於花絲表面的水分不足，因為大部份的花絲內仍可見到花粉管的存在。一般玉米花 μg 授粉後24小時內可完成受精，然而在低 Ψ_w 下的花絲授粉將延遲花粉管的伸長及受精作用。在低 $\Psi_w(-1.1\sim-1.3\text{Mpa})$ 的花絲經授粉，經調查得知，完成受精作用則需要48小時。

玉米植株因缺水會影響花絲及花粉管的生育，但花絲對於短暫缺水效應乃隨花齡差異有所不同。Westgate和Boyer(1986)在吐絲始期後1天或4天分別給予植株3~4天的斷水處理，當花絲的達到 -1.2Mpa 時恢復供水，並於不同 Ψ_w (約 -1.2Mpa 或 -0.65Mpa)的花絲上授粉，顯示同樣天數的缺水處理，發育較完全的果穗仍有約360個子實數，而正在發育中的果穗處以缺水處理則幾乎沒有結實。此現象Bassetti和Westgate(1993)，認為短暫的缺

水將使已發育的花絲延緩其繼續發育而延遲老化之發生，反之發育中的花絲逢缺水則加速其發育及老化，因此其結實的反應也不同。

在授粉期缺水效應造成結實率的下降，應以雌花之生育受到限制為主，諸如雌雄花發育配合不一致、吐絲前胚囊發育不正常及受精後合子的敗育等。Westgate和Boyer(1986)認為在低 Ψ_w 的花絲非因其接受性喪失，因其花絲中存有花粉管之生育且卵囊亦有受精作用，而可能由於植株處於低 Ψ_w 狀態抑制光合作用，降低光合產物供應、致使合子敗育。Schussler和Westgate(1991)，即針對此疑點進行試驗，將玉米自吐絲期至子實充實中期，藉缺水處理或降低光強度，以抑制植株光合作用。結果缺水處理使得結實降低48至99%，而光照處理則降低40至100%，由此反應出無論玉米植株處於何種水分狀態，於子實發育始期，抑制光合作用，即可使果穗的結實降低。

四、花絲抽出延遲之探討

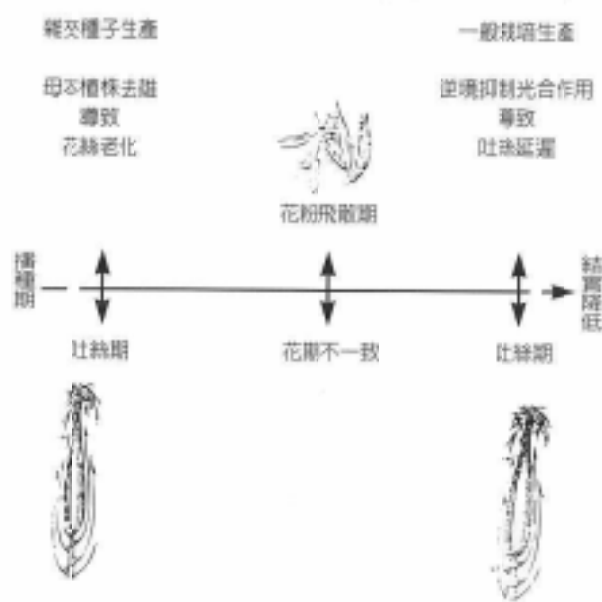
玉米雄雌花穗分別由頂端及腋生分生組織分化發育而來，其形成在於葉原體(leaf primordia)及苞葉原體(husk primordia)完全形成之後，而雄花穗的形成稍早於雌花穗，果穗軸(ear shoot)形成後，小穗花原體(spikelet primordia)分化發育，而花絲則由心皮發育而成。因此玉米雌穗吐絲期的早晚，則取決於果穗發育的速率。

逆境環境下，常使玉米雌雄花的發育呈不一致性及降低產量潛能(小穗花數目)。而花期非一致性及降低雌小穗花數，

乃源於雌生分生組織的生長延遲(即果穗發育相對於雄穗花的發育較延緩)，降低果穗的膨大速率(導致減少子小穗花的著生位置及子實數目的潛能)，延遲花絲的形成及降低花絲的伸長速率。通常缺氮、缺水逆境、日照長度、去葉處理，常導致降低葉原體、苞葉原體及小穗花原體的形成功發育速率及降低花絲的伸長速率等 Jacobs 和 Pearson (1991) 指出玉米密植栽培將導致 ASI 的延長，尤以第二穗花期的差異更大。缺氮及去葉處理將導致產量降低，減產原因除了小穗花數目減少外，增加雄雌花期不一致性也是原因。花期不一致性的增加，乃由於果穗的發育較雄花穗延遲，同時使得花絲伸長速率亦降低。且第一穗的花絲伸長速率高於第二穗，由此說明在逆境下，低節位果穗常無法結實的原因。

在乾旱環境玉米果穗的發育受到抑制、延遲吐絲期，致使結實率下降。Herrero 和 Johnson (1981) 在玉米雄花抽穗期給予不同程度的乾旱處理，結果缺水處理使得 ASI 延遲 3~4 天。Ne Smith 和 Ritchie (1992) 試驗亦指出當抽穗期前至授粉期發生缺水，其產量降低可達 90% 且其 ASI 可達 2 週以上，子實粒數隨著缺水期間延長而減少。由於缺水期間若植株正處於果穗發育期，會因缺水效應致使果穗生長速率受限，同時降低了花絲的伸長速率。

乾旱逆境下會明顯地延遲吐絲期，而對於雄花穗、果穗的形成期及開花期則未有影響。總之在逆境環境下，由於果穗及其小穗花生長速率較低，發育較遲，導致花絲的延遲伸長，無法完成授粉作用及結實。



圖二、玉米開花期與吐絲期的不一致性導致結實降低之關係

五、結語

玉米由於雌雄花穗著生位置不同，其發育亦稍有差異，一般以開花較吐絲為早。玉米花絲為接受花粉並提供水分供花粉發芽、花粉管伸長及引導花粉管進入子房，以完成受精。玉米由於開花期與吐絲期的不一致性導致結實降低的關係如圖二。花絲若因花粉源供應過遲，因其老化喪失接受性，致使果穗無法結實，所幸花絲老化發生的情形或許僅侷限於雜交種子生產之田區，雜交種子生產時當以調整親本間之花期使能配合，達到生產目的。玉米逢缺水乾旱、氮肥供應不足或栽植密度過高，常因此導致植株光合作用降低，無法充分供應果穗發育所需之養份，而降低果穗發育速率及花絲伸長速率，使得花絲延遲抽出，錯過花粉供應期間，無法結實或降低結實率，逆境環境導致花絲延遲伸長當以適當的栽培管理，以維護產量。