

玉米 (*Zea mays* L.) 叶脉发育的研究

陈健辉

(广州师范学院生物系, 广州 510400)

**摘要** 玉米的叶脉在单子叶植物中有一定的代表性, 叶脉由四级组成, 粗细不同的一、二、三级叶脉均从叶基向叶尖方向延伸, 属叶片的纵向叶脉, 四级脉横向与一、二、三级叶脉连接, 是横向的叶脉, 各级叶脉有各自的形成方式, 由于它们有规律的分布, 从而构成了叶片的输导网络, 各级叶脉的发生和发育与叶片的生长有直接的关系。

**关键词** 玉米; 叶脉; 发育

The development of vein in *Zea mays* L.

Chen Jianhui

(Guangzhou Teachers' college, Guangzhou 510400)

**Abstract** There were four levels of venation development in the leaf of maize (*Zea mays* L.). The first, second and third level of the veins compose of their sizes (coarse or fine), extended longitudinal from the leaf sheath at the base towards the leaf tip respectively. The fourth level of the vein developed cross-wisely linking up with the first, second and third venations longitudinally distributed. All the four venations had their independence patterns of development and distribution which are closely related to the leaf growth and in consequence formed a characteristic transportation frame-work.

**Key words** *Zea mays*; vein; development

玉米是我国重要的粮食作物, 已有 400 多年的栽培历史, 在生产上, 仅次于稻、麦。在以往对其果实和生产研究颇多, 关于植物解剖学方面的研究, K. 伊稍<sup>(1)</sup>, 李扬汉<sup>(2)</sup>等有介绍, 但未见关于叶脉发育方面的详细报导。本文通过对玉米叶脉发育过程的研究, 为单子叶叶脉的发育规律增添一些资料, 同时也为玉米的高产栽培管理提供一些理论依据。

## 1 材料和方法

实验所用的材料为种子公司所出售的种用玉米 (*Zea mays* L.)。

1997-06-16 收稿

作者简介: 陈健辉, 男, 1966 年出生, 学士, 讲师, 植物形态学专业。

在4月中旬,先将种子用水浸泡,后放进31℃的培养箱内发芽,待胚芽鞘抽出后,移植于地上栽培至开出雌花序。在种子萌发及植株生长过程,于不同发育阶段,用解剖针挑取未萌发籽粒中的幼叶或将成熟叶片切取,用卡诺氏(II)固定液固定24~72h(视材料而定)取出;再用酒精、甘油等量混合液透明24~19h(视材料而定);待材料透明后,换上新的透明液,并加入1%的亚甲基蓝染液染色至合适,流水冲洗,乳胶贴片、观察,并在显微镜或近摄镜下拍摄。切片材料用常规石蜡切片法制片,铁矾-苏木精染色、显微镜下观察并摄影。扫描电镜观察材料,采用离子溅射镀金膜, JSM-T300扫描电镜观察拍摄。

## 2 观察结果

### 2.1 成熟叶片的结构

成熟叶片由表皮、叶肉和维管束组成。

(1)横切面观 近轴面表皮细胞1列,细胞壁稍厚,细胞形状不规则,大小约 $30\mu\text{m} \times 20\mu\text{m}$ 至 $40\mu\text{m} \times 30\mu\text{m}$ ,排列不整齐,具长、短表皮毛,长毛着生处具一个有6~8个长方形细胞构成的约 $120\sim 170\mu\text{m}$ 的独特结构,这结构呈拱形凸出于表皮;短毛分为单细胞及双细胞两种,单细胞毛长 $32\mu\text{m}$ 左右(图版I:1),双细胞毛长 $54\mu\text{m}$ 左右并具明显分节。具气孔。叶肉组织由多边形的薄壁细胞组成,不规则地紧密排列,不分化出栅栏组织和海绵组织,根据维管束大小和成分,可分为三种类型: I、维管束整体横长约 $250\mu\text{m}$ ,导管分子4~6个,每孔径约 $80\sim 100\mu\text{m}$ ,韧皮部筛管分子细胞小,孔径约 $15\sim 20\mu\text{m}$ ,排列不规则,有一层维管束鞘包围,并具维管束鞘延伸区,延伸至两面表皮,近表皮处为厚壁细胞。II、维管束整体横长约 $100\mu\text{m}$ ,导管分子4~5个,每孔径约 $10\sim 25\mu\text{m}$ ,韧皮部筛管分子细胞小,孔径约 $10\sim 15\mu\text{m}$ ,维管束鞘细胞1列,维管束鞘延伸区延伸至两面表皮。III、维管束整体横长约 $50\sim 70\mu\text{m}$ ,导管分子1~3个,每孔径约 $10\sim 20\mu\text{m}$ ,韧皮部筛管分子细胞小,有维管束鞘包围,不具维管束鞘延伸区(图版I:2)。远轴面有一列表皮细胞,近扁长方形,大小约 $10\mu\text{m} \times 20\mu\text{m}$ 至 $20\mu\text{m} \times 50\mu\text{m}$ ,有气孔。

中脉区向远轴面隆起,近轴面平滑;近轴面为一列表皮细胞,表皮层下有大小不等的厚壁细胞束,不规则地分散分布,不与维管束靠在一起,中央为较大的薄壁细胞,细胞为多边形,直径约 $150\sim 200\mu\text{m}$ (图版I:3)。远轴面有一列表皮细胞,表皮层下有一列大小不等的维管束有规则地相间分布,维管束的组成形状如上述,但维管束鞘仅向远轴面一侧表皮延伸(图版I:4),一般I型维管束5~11束左右,两束I型维管束之间分布1~5束II型,III型维管束(图版I:5)。

(2)表面观 近轴面:表皮细胞长方形,约 $120\mu\text{m} \times 40\mu\text{m}$ ,细胞轮廓多呈锯齿形,少数呈四边形,均纵向成行排列,气孔哑铃形,气孔器轮廓为菱形,极轴约 $45\mu\text{m}$ ,赤道轴约 $38\mu\text{m}$ (图版I:6),在三级脉间区中排列成1~2行,具稀疏的长毛和短毛,长毛长约 $650\mu\text{m}$ ,成行纵列。毛着生处相邻有2~3圈放射状排列的多边形表皮细胞(图版I:7);短毛分列于长毛的两侧,也呈纵向排列,毛长 $32\sim 54\mu\text{m}$ ,明显分为单细胞和双细胞两种(图版I:8、9,图版II:10),远轴面的表皮细胞毛孔器的形状,大小与近轴面相似,仅毛孔数稍多,没表皮毛。

### 2.2 成熟叶片的脉序

脉序属纵向条纹类型<sup>[3]</sup>。叶脉可分为一级脉、二级脉、三级脉、四级脉,一至三级脉分别以近相等的数目分布于中脉区的两侧,大多数由叶基向叶尖方向延伸,构成整张叶片脉序的纵向条纹(图版II:11);四级脉是横向连接在一至三级脉之间,使它们形成细小的网络的结构,一级脉是在横切面上看见的I型维管束,在叶片表面观看到的是由导管分子、筛管分子连接而成的结构,导管分子约

650  $\mu\text{m}$   $\times$  70  $\mu\text{m}$ , 端壁平至斜, 单穿孔; 脉粗 200  $\mu\text{m}$   $\sim$  300  $\mu\text{m}$ , 从叶片基部向叶尖方向直行, 至叶片的上部分别与叶缘贴生而消失; 在中脉区两侧各有 13  $\sim$  16 条左右, 二级脉是在横切面看到的 II 型维管束, 在叶表面看到的是由导管分子、筛管分子连接而成的结构, 导管分子约 600  $\mu\text{m}$   $\times$  50  $\mu\text{m}$ , 端壁平至微斜, 单穿孔; 脉粗 80  $\mu\text{m}$   $\sim$  120  $\mu\text{m}$  左右, 分布于两条一级脉之间, 从叶片基部向叶尖方向直行, 至叶片上部分别与叶缘或一级脉连接而消失; 每个一级脉间区中有二级脉 1  $\sim$  5 条不等, 靠叶缘的少, 近中脉区稍多。三级脉是在横切面上看到的 III 型维管束, 在叶表面观看到的多数是单条导管分子或筛管分子分别连接而成的结构, 导管分子约 650  $\mu\text{m}$   $\times$  15  $\mu\text{m}$ , 端壁斜尖, 斜面具单穿孔, 脉粗 30  $\mu\text{m}$  左右; 分布于两条二级脉或二级脉与一级脉之间, 从叶片基部向叶尖方向直行, 至叶片上部与各级脉相连, 每个二级脉间区或一级脉与二级脉的脉间区有 2  $\sim$  7 (10) 条三级脉不等, 四级脉在表面观是由单列的 4  $\sim$  6 个导管分子连接而成, 导管分子平均约 40  $\mu\text{m}$   $\times$  20  $\mu\text{m}$ , 端壁平至微斜, 单穿孔, 是横向与直行的各级脉相连接的结构, 叶脉彼此构成长方形的脉间区 (图版 II: 12), 脉间区一般为 100  $\mu\text{m}$   $\times$  820  $\mu\text{m}$  左右, 不同位置、大小不一, 有的长达 2 200  $\mu\text{m}$  以上。在叶片正中央有一中脉区, 由 5  $\sim$  7 条一级脉及一些二、三、四级脉组成, 叶缘具小齿, 齿中没有叶脉。

### 2.3 叶脉的发生和发育

(1) 玉米种子在浸种萌动后, 在种子形成时已具有的 4 片大小不一的幼叶, 多数已出现环纹或螺旋纹导管。3 片较大的幼叶所出现的导管数依次为 7 或 9 条, 5 或 7 条, 1 或 3 条 (图版 II: 13); 最小的幼叶刚萌发, 未分化出导管 (图版 II: 14), 导管由叶鞘的基部发出, 以后逐渐伸长加粗。幼叶在叶环的位置, 出现叶舌原基, 幼叶的生长期不同, 叶舌原基的大小不一。

(2) 种子萌发时, 先长出胚芽鞘, 胚芽鞘向内的一面有一稍微凹入的坑道, 以后不完全叶将从此凹处的萌发孔长出。浸种两天后, 将还未有叶片抽出的胚芽作横切, 可见在外围的胚芽鞘的两边各有一条维管束; 鞘内有卷曲的 4 片幼叶, 外围的分化较早, 里面的则刚刚形成, 分化早的已出现较多的维管束, 刚形成的则未出现导管 (图版 II: 15)。

(3) 胚芽鞘长出后一到两天, 开始有叶抽出, 叶片抽出的时间无一定规律, 一般为 2  $\sim$  8 d, 第 1、2 片为不完全叶, 第 3 片及以后的为完全叶, 各叶片抽出的时间及此时最长叶的长、宽与叶脉数见表 1。

(4) 叶片抽出时, 肉眼已可分辨出叶片和叶鞘, 叶片的维管系统是通过叶鞘、叶迹与茎的维管束连接的, 因此在每一个节上, 有许多维管束出现。一般叶鞘与叶片一样都有大小不等的维管束分布。叶鞘的一级脉与叶片的一级脉数目大致相同; 在刚抽出的幼嫩叶片已具 9  $\sim$  13 条由叶鞘基部发出向叶尖方向直行的一级脉, 一级脉的发生、生长速度是中央快、两边慢; 一级脉最初仅一条导管, 以后, 由于细胞的不断分化而逐渐增粗, 叶鞘的一级脉经过叶环直接延伸至叶片, 仅在叶缘附近的叶环处有少数分支; 而在中脉区有多束维管束聚集, 随着叶片侧面分生, 叶片宽度增加, 中脉区聚集的一级脉之间的距离相对拉开, 形成近等距的分布; 一级脉均由叶基向叶尖方向不断延伸, 至叶片上部逐渐与叶缘贴生, 近正中 1 条一级脉直达叶尖。

一级脉形成后, 在它们之间形成纵向的二级脉, 有些二级脉刚形成时较细, 在以后生长中不断增粗 (图版 II: 16), 它们的生长是先中央后两边, 成熟叶片两条一级脉之间具 1  $\sim$  5 条二级脉, 二级脉一部分来自叶鞘, 一部分由中脉区聚集的二级脉伸展开; 另一部分是由三级脉增粗而成, 近等距离地分布于各个一级脉间区中; 从叶基向叶尖延伸, 在近叶尖处逐渐与一级脉或叶缘结合。

三级脉仅少数来自叶鞘, 多数由二级脉间区中细胞分化而来, 由于细胞发育不平衡, 有些分化较迟, 故有些三级脉的导管不完整, 出现断断续续的现象 (图版 II: 17), 还有一些由三级脉分出分支

而成(图版 II:18),在叶片上部有些三级脉向基部方向分出分支,在近叶缘有些三级脉与四级脉连接而终止。

在二、三级脉形成的同时,伴随有四级脉的形成(图版 II:19),四级脉横向与一、二、三级脉连接,形成细小的脉间区。

由于各级叶脉有规律分布,从而构成了整张叶片的输导网络。

表 1 各叶抽出的天数,此时最长叶的长,宽,叶脉数及三级脉间距

Table 1 The days each leaf growing, and this time the longest leaf's length, across, numbers of vein and the distance between the tertiary veins

胚芽鞘抽出后天数 coleoptile grown days	已出叶片数 the growing leaf number	最长叶 The longest leaf					
		叶长(cm) leaf length (cm)	叶宽 <sup>1)</sup> (cm) leaf across(cm)	一级脉 first level venation	二级脉 second level venation	三级脉 third level venation	三级脉间距 <sup>2)</sup> (mm) distance between the tertiary veins (mm)
2	1	-	-	-	-	-	-
4	2	3.2	0.8	11	-	-	-
9	3	6.7	1.1	11	4	105	0.105
13	4	7.3	1.5	11	4	122	0.125
18	5	23.5	1.7	17	8	150	0.143
21	6	32.4	2.6	21	20	182	0.143
27	7	44.0	3.8	21	20	234	0.162
31	8	50.0	3.9	23	20	238	0.164
38	9	70.0	6.5	25	26	370	0.176
42	10	75.5	8.2	25	32	468	0.175
49	11	85.3	9.2	25	38	484	0.175
55	12	90.7	9.8	27	44	562	0.174
63	13	103.6	10.1	31	48	584	0.173
73	13	108.7	10.4	33	52	608	0.171
73	13	(顶叶) 42.5	(顶叶) 6.9	(顶叶) 21	(顶叶) 34	(顶叶) 244	(顶叶) 0.282

1) 指叶片最宽处 2) 指叶片最宽处三级脉之间的距离。

(5) 叶片从抽出来到成熟,不完全叶呈倒卵形至长椭圆形;完全叶呈窄剑形;第 14 天以后,第 1、2 片不完全叶生长趋于停止,完全叶生长较快,叶片变化较大。当第 6 片叶抽出后,第 1 片不完全叶的叶尖开始枯黄,直至整片叶,然后枯萎,脱落;植株成长后保持 6~7 片绿叶。当植株生长到第 68 天左右,雄花序抽出;第 73 天左右雌花序抽出,然后植株进行生殖生长,叶脉不再变化(图版 II:20)。观察材料的叶片长度由第一片到倒数第三片,由短到最长;然后由长变短。

### 3 讨论

(1) 玉米叶脉的形成早在玉米籽粒的胚中就已经发生,这与前人记载相同<sup>[2]</sup>。胚芽鞘有两个维管束,胚芽鞘内有 4 片幼叶,幼叶大小不一,已形成的数目不同;叶脉的发生顺序从中央向两边,并随叶片的增大而增多、增粗。

(2) 由于维管束在茎、节和叶之间保持连续<sup>[4]</sup>,因此一级脉、大多数二级脉、少数三级脉由叶基发生,并向顶端延伸;三级脉既有由叶尖向叶基方向发生,也有由叶环附近向叶尖发生;四级脉斜

向与一至三级脉连接, 而形成特殊的网络。这些都与前人在小麦看到的现象<sup>[1,4,6]</sup>, 既有相同之处, 也有区别。

(3) 玉米叶的伸长具有急变时期, 除了基部的居间分生组织起作用外<sup>[7]</sup>, 还由于其光合作用强弱与其正常的生长发育和产量直接有关<sup>[2,8]</sup>。从第 9 天到第 38 天, 最长叶的叶片由 6.7 cm 猛增至 70.0 cm, 三级脉间距离由 0.105 mm, 增加到 0.176 mm, 这是因为正值植株营养生长的高峰期, 叶片生长较快, 而从第 38 天以后, 伸长速度减慢, 三级脉的平均距离在 0.176 mm 到 0.171 mm 之间变化, 这时正是小花分化期, 这说明叶脉分化达到一个动态平衡, 符合植物营养生长与生殖生长具相关性的规律<sup>[4]</sup>。因此, 在栽培上, 如果在其叶脉生长高峰期加强水、肥管理, 可以使叶脉生长得更粗壮, 从而使叶片也更粗壮, 为将来生殖生长打下基础。

(4) 玉米的叶脉与禾本科其他种类的叶脉一样, 具有多条各级脉由叶基向叶尖方向延伸, 与叶片上部相互连接, 其连接的位置和行为各级不尽相同, 构成的图式也不一样, 但仅一条到达叶尖; 在两条纵向行走的叶脉之间有横向或斜向的接合小脉相连, 构成大小、形状不一的网隙, 从整体来看, 在叶片上形成结网状。因此, 称之为“平行脉序”似乎不能反应玉米的叶片脉序的主要特征。故本文根据从叶片表面直观能看到的主要特征, 采用 A. S. Foster and E. M. Gifford 的意见, 称之为“纵向条纹脉序”。

我的导师潘坤清教授给本文提供宝贵意见, 华南植物研究所王学海老师帮助完成扫描电镜观察工作, 特此感谢!

## 参 考 文 献

- 1 K. 伊稍著. 种子植物解剖学. 上海: 上海科技出版社, 1982. 250~256
- 2 李扬汉, 禾本科作物的形态与解剖. 上海: 上海科技出版社, 1979. 294~353
- 3 A. S. 福斯特, E. M. 小吉福德著, 李正理等译. 维管植物比较形态学. 北京: 科技出版社, 1983. 248~262
- 4 山东省农业科学院主编. 中国玉米栽培. 上海: 上海科技出版社, 1983. 1~182
- 5 Sharman B C. Developmental anatomy of the shoot on *Zea mays* L. *Ann Bot.* 1942, 6: 245~282
- 6 Sharman B C, Hitch P A. Initiation of procambial strands in leaf primordia in leaf primordia of bread wheat, *Triticum aestivum* L. *Ann. Bot.* 1967, 31: 229~243
- 7 北条良夫等编. 作物的形态与机理. 北京: 农业出版社, 1983. 115~129
- 8 X. M. 库别尔曼等著. 玉米形态学. 上海: 上海科技出版社, 1964. 1~142