

文章编号:1003-8701(2011)06-0017-05

玉米耐密性及其生理基础研究进展

曹庆军¹, 崔金虎^{1*}, 王一鸣², 王洪预¹, 唐心龙¹

(1. 吉林大学植物科学学院, 长春 130062; 2. 公主岭市植检植保站, 吉林 公主岭 136100)

摘要: 种植耐密型玉米是近几年玉米生产发展的趋势。本文在前人研究的基础上, 就耐密型玉米耐密性的评价方法以及耐密型玉米耐密生理基础进行总结和探索, 以期对耐密型玉米自交系及杂交种选育提供参考。

关键词: 耐密型玉米; 耐密性评价; 生理基础

中图分类号: S513

文献标识码: A

Progress of Researches on High Density Tolerance of Maize and Its Physiological Basis

CAO Qing-jun¹, CUI Jin-hu¹, WANG Yi-ming², WANG Hong-yu¹, TANG Xin-long¹

(1. College of Plant Science, Jilin University, Changchun 130062; 2. Station of Plant Quarantine and Protection of Gongzhuling, Gongzhuling 136100, China)

Abstract: Planting high density tolerant maize is the trend of maize production in recent years. Evaluation methods for high density tolerance of maize and physiological basis of high density tolerant maize were summarized and discussed in the paper based on previous studies. The objective is to give reference for selection of inbred lines and hybrids of high density tolerant maize.

Keywords: High density tolerant maize; Evaluation method of high density tolerance; Physiological basis

实现玉米高产, 主要通过两条途径, 一种是充分发挥植株个体潜能, 即依赖于种植稀植大穗型品种, 另一条途径就是依靠群体优势, 选择种植中小穗耐密型玉米品种。我国玉米 20 世纪 50~60 年代走的是依靠稀植单株大穗夺高产的路子^[1], 20 世纪 90 年代, 以李登海掖单系列为代表的紧凑型玉米成为主流, 其将玉米株型与产量联系起来, 实现了玉米育种和生产上的一项重大技术突破, 目前, 依靠挖掘单株生产力来大幅度提高玉米产量已比较困难, 郑单 958 和先玉 335 的出现证明了走耐密中小穗型品种, 依靠群体水平来提高玉米的单产成为一种可能。近几年国内外生产发展的实践证明, 逐步增加玉米的种植密度, 选择种

植耐密型品种是实现玉米高产的重要途径。因此, 选育耐密型的自交系材料和耐密品种已成为育种工作者的重要目标之一。本文在前人研究的基础上, 就玉米品种耐密性的评价方法及耐密性生理基础进行探讨和总结, 对指导耐密型自交系及品种的选育有重要意义。

1 品种耐密性评价

1.1 品种耐密性

耐密型玉米是指在高产密植条件下群体产量水平明显稳定高于适宜密度下稀植型玉米的品种类型^[2]。它是相对于稀植型玉米而言的, 目前, 对于耐密型品种还没有一个明确的定义。玉米的耐密性是指玉米单株产量对不同种植密度所表现出来的敏感程度。程度越强, 耐密性越差。或者说玉米品种的耐密性就是指一个玉米品种所具有的在较大密度下有较高的单株生产力, 且对不同群体密度反应迟钝的能力, 这种能力越强, 玉米的耐密

收稿日期: 2011-05-31

基金项目: 吉林省科技计划项目(20100203)

作者简介: 曹庆军(1986-), 男, 在读硕士, 主要从事玉米高产栽培生理及耕作方式研究。

通讯作者: 崔金虎, 男, 博士, 教授, E-mail: cuijinhu@163.com

性也就越强。研究表明,玉米的耐密性是一个复杂的综合特性,是植株整个生长过程各性状之间相互制约相互影响所共同决定的系统性整体功能的体现^[3]。

1.2 耐密型与紧凑型玉米品种的关系

玉米株型是指叶片着生角度、叶片大小、植株高度、叶片在植株上的垂直排列及雄穗体积等,它们影响着群体内光的分布,尤其是地上部群体结构的生长动态。从1986年Donald正式提出理想株型(Ideal-type)的概念以来,很多科学研究者^[4-6]根据茎叶夹角和叶向值等将玉米品种划分为紧凑型、中间型和平展型3种不同株型。认为紧凑型玉米叶片上冲,穗上部叶夹角小于 25° ,叶向值大,单株叶面积分布呈“菱形”,通风透光条件好。平展型品种叶夹角大,空间分布广^[7],紧凑型品种株型紧凑,根系发达,茎秆坚硬,抗倒性好。20世纪80年代末,李登海确立了紧凑型玉米的育种栽培方向,培育的“掖单”系列紧凑型玉米的典型代表,在“八五”“九五”期间得到大力的推广,20世纪末紧凑型玉米在中国种植比例达到80%以上,李登海也被誉为“中国紧凑型玉米之父”^[8]。

然而,紧凑型玉米能否等同于耐密型品种,这也是目前学界争论的一个焦点,目前,国内有很多学者认为紧凑型品种就是耐密型品种,甚至把二者混为一谈。马兴林^[2]等近年来在研究与生产实践中发现:有些株型清秀、紧凑的玉米品种并不总是表现为耐密,所以,不能简单地视紧凑型为耐密型。最近,农业部玉米“一增四改”生产技术手册^[9]明确指出玉米耐密型品种不完全等同于紧凑型品种,有些紧凑型品种不耐密植,提出耐密植品种是紧凑型玉米的进一步发展。耐密植品种除了株型紧凑、叶片上冲外,还应具备小雄穗、坚茎秆、开叶距、低穗位和发达的根系等特点以及其它方面耐密植的特征。

1.3 品种耐密性的评价方法

1.3.1 耐密系数法

苏方宏^[10]依据系统控制论中的“黑箱”原理,提出了玉米耐密性的数学表达式, $N = [y_1 \times y_2 (D_2 - D_1)] / D_1 \times \bar{y}(y_1 - y_2)$,N值为品种的耐密性系数,N值的大小代表品种耐密性的优劣,N值越大,品种的耐密性越强,相反则越弱。他用此方法对20世纪60年代初至90年代初30年间的16个代表性玉米杂交种进行耐密性分析,发现在这30年间:后期选育的品种耐密性较前期有所增加,即玉米栽培品种的耐密性呈增加的趋势。陈举林^[7]对

基因型不同的4个品种进行耐密性分析,研究证明不同基因型的玉米品种的耐密性存在较大差异,并指出良好的耐密性是一个优良品种所不可缺少的特性。

1.3.2 边际效应指数法

樊景胜^[3]提出以边际效应指数作为评价玉米品种耐密性的指标方法。产量边际效应指数大小反应了群体内外的单株生产力差异大小,产量边际效应指数小的品种耐密性强,因此,选育耐密品种时,应选择边际效应指数小的类型。边际效应指数包括产量边际效应指数和性状边际效应指数。产量边际效应指数是指在某一密度下,边际群体的平均单株生产力与内部群体的平均单株生产力之比。性状边际效应指数为群体边际的某一性状平均值与群体内部的该性状平均值之比。某一性状的边际效应指数大小反应了该性状的稳定性强弱。作者进一步通过对16个品种的产量和性状边际效应指数进行分析,表明穗长、穗粗、行粒数这3个性状的边际效应指数与产量边际效应指数均呈极显著正相关,可以作为品种耐密性的性状指标。因此,选育耐密品种时,应注意选择穗长、穗粗、行粒数比较稳定的类型。

1.3.3 模糊隶属度函数法

隶属度函数在玉米抗旱性研究中应用较多,边大红^[11]通过引入数学模糊隶属度函数将对密度反应敏感的各项指标测定值进行量化,对玉米品种的耐密性进行综合评价。平均隶属函数值越大,对密度反应越敏感,耐密性越差。作者通过2006年和2007年2年的试验结果进行验证,证明隶属度函数可以作为一种综合的评价方法应用于作物的耐密性鉴定中。

2 品种耐密性的生理基础

2.1 耐密性与形态指标

密植品种除了株型紧凑、叶片上冲外,还应具备小雄穗、坚茎秆、开叶距、低穗位和发达的根系等耐密植的形态特征。师洪飞^[12]比较全面地总结了耐密型玉米品种对株型的要求:穗上部叶片短窄柔活,可以随风摆动以减少风阻;这与以前的紧凑型玉米育种强调的叶片挺、直是不同的;另外,叶片与茎秆夹角小。穗下叶叶片适当平披,有利于截获光能;株高中等,穗位中等偏低,果穗直立,与茎秆夹角小,基部节间短、茎秆粗、硬度高,上部茎秆较细,节间长,韧性好。雄穗要小,因为小雄穗对养分的竞争小,可以避免不必要的养分消耗,大雄

穗过多的花粉散落到叶片上容易发霉,影响光合作用。

另外,耐密型品种根系与非耐密型品种也存在着差异。刘培利^[13]对玉米根系进行研究,认为耐密型玉米的根系干重在苗期发展快,后期变化平稳,密植条件下,根系吸收活力高,气生根发达,并且根系受密度影响较小。

2.2 耐密性与光合特性

叶片光合作用是物质生产和产量形成的基础,光合速率的强度决定了光合产物积累的速度^[14],叶片光合能力对高密度下玉米的结实能力有重要影响。在密度条件下能够保持较高的光合性能是耐密型品种的一个重要特征。目前,关于玉米品种的耐密性与光合作用的关系研究有较多的报道,结果也不尽完全相同。

耐密型品种具有群体较高的光合性能是其重要特征。冯春生^[15]等应用¹⁴C同位素示踪技术研究发现,在玉米营养生长期,冠层叶是光合作用的主要功能叶,对于耐密性不同的玉米单株而言,耐密型玉米的光合速率与普通型无显著差异;而对于群体,耐密型玉米总光合作用强度高于普通型玉米。

刘开昌等^[16]认为耐密型品种之所以保持相对较好的群体光合特性,是由于耐密型品种单株叶面积变化幅度小,叶向值增加幅度大,提高了光的有效性;光合速率对密度增加反应较迟钝,高密度时仍保持较高的光合速率和蒸腾速率,蒸腾效率较高;气孔阻力增加缓慢,有较高的气孔导度,并指出这些指标可作为耐密品种选育的重要依据。

耐密型品种表现出光合性能的差异除与自身在光合速率方面存在遗传差异外还与种植密度有关。张永亮等^[17]研究表明,在稀植条件下,两个密植型品种的光合速率小于稀植;不同品种类型玉米随着密度的增加光合速率均下降,但密植型品种下降的速度明显低于稀植型品种;在密度条件下,郑单 958 和辽单 565 的光合速率明显高于东单 60 和丹玉 39,密度越大差异越加明显,即密植型品种维持较高光合速率的时间相对较长。

耐密型品种由于增加了单位面积上玉米群体的数量,必然对群体空间的通风透光等田间小气候环境造成影响。薛吉全^[18]研究发现,玉米不同品种的群体透光率有较大的差异,上层透光率:紧凑型玉米>平展型玉米,中层透光率差异则不大,这种光分布特点决定了耐密型玉米在密度条件下,可以利用其株型结构把所接受的光能合理地

分配到群体内各个叶层,从而使群体内透光率还能维持较高水平。

玉米品种的耐密性与叶片光合性能存在密切的联系,随着密度的增加叶片光合效率对密度增加的反应较敏感,主要是由叶绿素含量、光合速率和羧化效率的降低引起的,而不同部位的叶片对密度的反应不同。郭江等^[19]研究发现,不同耐密性玉米品种中上部叶片对密度的反应存在着差异,耐密型相对而言对密度的反应迟钝,高种植密度下耐密型品种具有通过适当降低叶片大小、进而改善群体光分布并由此相对改善植株单株生产力的特征,这也是耐密型玉米适宜于通过增加密度获得高产的重要原因之一。

2.3 源库关系

玉米产量来源于干物质的生产,干物质的生产受物质生产因素叶面积指数、叶片光合势和净同化率的制约^[20]。叶片是玉米光合作用制造有机物质的主要器官,适宜的叶面积发展动态是创建高光效群体,是实现玉米高产的重要条件。单位土地面积上的叶面积指数(LAI)是评价光合性能的重要标志,也是衡量“源”大小的重要指标,是衡量玉米群体结构是否合理的依据。光合势(LAD)是一定时期内叶面积与光合时间的乘积,是衡量绿色叶面积的光合生产能力的尺度。在适宜范围内,光合势越大,则生产的干物质越多,产量越高。品种的群体库容量、源的供应能力可作为反映玉米群体库源特征的衡量值,保持一定的库源比值是玉米高产的必要条件。

大量研究认为,欲获玉米高产,必须保证在单位土地面积上有足够的叶面积,并具有良好的发展动态。种植密度是影响叶面积指数变化的重要因素之一,徐庆章^[21]等研究发现低密度条件下,群体库是产量的主要限制因素;而高密度条件下,群体源是产量的主要限制因素。李宗新等^[22]以耐密型品种 QX2101 与对照品种 LD981 (非耐密型)作试验材料,发现耐密型品种 QX2101 在 60 000~90 000 株/hm²的种植密度时,结实率(决定库容量)和叶面积指数易获得较高的群体库源比值与群体叶面积指数,产量潜力较高。

LAI 的发展动态过程,是衡量玉米群体结构是否合理的依据,耐密型品种在灌浆期能够保持较大的叶面积是玉米高产的重要原因之一。郭江^[19]等以玉米高油 115、农大 108 和郑单 958 作试验材料,发现在距地面 40 cm 以下的群体,其叶片在灌浆期几乎全部死亡;而耐密型品种郑单 958 还保持

着一部分绿色叶片,薛吉全进一步研究证明,增产潜力较高的耐密型玉米具有库容量足、源供应能力强、库容量实现率高的特点。

2.4 穗部性状

玉米的穗部性状可分为雌穗和雄穗。国外学者研究认为,玉米小雄穗能够减少雄穗对营养的竞争和对上部叶片的遮阴。可以避免不必要的养分消耗,雄穗过大还会影响群体光照,降低植株抗倒性。

玉米的产量是由单位面积穗数、每穗粒数和粒重 3 个因素构成的。在密植条件下,植株个体间对肥力竞争加剧,尤其在开花授粉期,使散粉至吐丝间时间延长、吐丝不畅或吐出的花丝授粉不良,造成玉米结实性差、空秆率高,产量严重降低^[23]。在穗部性状中,较多学者认为穗长和行粒数对产量的影响较大^[23-26]。徐庆章^[27]等研究表明,稀植品种在密度过高时有效穗数下降较多,主要是由于密度增加到一定限度后该型品种空秆率迅速增加引起的,而密植品种在高密度下可以保持相对恒定的穗粒数和千粒重;进一步研究表明,这种差异的产生主要是由于密度对耐密性不同品种的雌蕊发育、授粉以及子粒的灌浆和养分运转影响的不同。

2.5 耐密性与灌浆、抗倒伏性

作物生产的最主要过程是光合产物的积累、分配、转移及最终经济产量的形成。物质的分配比例受到种植密度的影响也较大。品种类型不同,干物质分配比例对密度表现不同^[27]。增加密度可降低玉米子粒的灌浆速率。

玉米倒伏可以分为茎倒和根倒,一般认为玉米茎秆抗倒伏能力与茎秆质量和机械特性有关,玉米的根倒与玉米的根数、根系直径、根的生长方向以及植株地上部分的结构都有关系^[27]。黄建军以京科 518、京科 519 和农大 108 为试验材料,研究发现稀植大穗品种对密度的反应较敏感,抽雄前 2~5 d 和蜡熟期出现两次大面积倒伏现象,农大 108 和京科 519 均表现出较高的抗根倒伏能力,进一步研究发现,根直径、总节根数和节根层数较多,是农大 108 和京科 519 这两个耐密型品种抗倒伏的主要原因^[28]。而京科 519 根系较大,根系固着能力过强,反而减小了茎秆横向作用力缓冲作用,是茎秆易折断导致茎倒的重要原因之一。

玉米抗倒伏能力已经成为评价品种耐密性的重要指标,研究表明耐密植品种具有高抗倒伏特性,即在每一个密度范围内倒伏率都能维持一个较小值^[29]。刘培利^[30]等研究指出:耐密型玉米在密

植条件下,根系吸收活力高,气生根发达,根系受密度影响小,抗倒伏能力强,对产量贡献大。金明华^[31]等研究表明:耐密自交系的结实性及茎秆抗倒伏能力都优于不耐密自交系。因此,在进行耐密型高产品种的选育时,需要兼顾保持根部性状和茎部形状的协调统一。

2.6 品种耐密性的遗传基础

目前,国内对玉米耐密性遗传规律以及耐密性的遗传基础方面的研究报道较少。刘志新^[29]等研究认为,玉米品种耐密性相关性状的研究主要以加性遗传效应为主,高、低两种密度下很多性状的遗传效应是不同的,在较低密度下进行耐密材料的选择往往带有假象,一旦加大了密度原来很多较好的性状恐怕要发生改变,因此,在自交系的选择过程中一定要加大密度压力,且不同性状要在不同世代进行选择,以提高育种效率。

3 展 望

综上所述,玉米耐密性与玉米的株型特征以及光合、抗倒伏、库源关系等生理特征是紧密相关联的,是许多性状的综合体现。“高密度”是耐密型玉米自交系选育的核心内容,通过选育高耐密性的自交系材料来选育“耐密性强”并具有良好的适应性的玉米品种是当前国内外育种工作的重要目标。目前,对于品种耐密性的遗传基础尚不清楚,耐密性评价的标准和指标也不清晰,因此,今后应在基础理论、育种技术手段及行业标准等方面加强研究。

在基础理论方面:要进一步完善和提高对玉米耐密性遗传基础的研究,要充分利用分子生物学的技术和手段,开展耐密生理性状基因的定位和克隆,从分子水平上阐明作物耐密性的物质基础及其生理功能,进一步探讨作物耐密性的遗传机制。

在育种方面:首先,加强耐密型玉米种质资源的搜集和整理;其次,在育种手段上需要将生物技术与常规育种方法结合起来,将株型性状与产量性状、品种抗病性、抗倒性、结实性以及配合力等结合起来;再次,还应加强耐密型玉米杂交种鉴定技术的研究,特别是注重品种稳产性的鉴定。在品种鉴定时,需要将多年多点鉴定及严格的鉴定标准结合起来,同时兼顾不同气候、土壤类型及灌溉条件,才能真正选育出具有“广适、耐密、多抗、高产、稳产”的玉米新品种,使我国的粮食生产水平再上新台阶。

参考文献:

- [1] 佟屏亚. 从植株形态指标评价玉米育种方向 [J]. 玉米科学, 2006, 14(6): 1-3.
- [2] 马兴林, 颜 军, 王立春. 吉林省耐密型玉米发展概况与前景[J]. 农业科技通讯, 2009(3): 81-83, 86.
- [3] 樊景胜, 阎淑琴, 马宝新, 等. 对玉米的耐密性及选育耐密品种的探讨[J]. 玉米科学, 2002, 10(3): 50-51, 55.
- [4] 王庆成, 牛玉贞, 徐庆章, 等. 株型对玉米群体光合速率和产量的影响[J]. 作物学报, 1996, 22(2): 223-227.
- [5] 任 军, 周小辉, 岳姚海, 等. 关于玉米株型和性状关系的探讨[J]. 辽宁农业科学, 2007(3): 65-66.
- [6] 赵文明, 孟庆雷, 王付娟, 等. 玉米株型主要性状作图群体分析[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(31): 9876-9877.
- [7] 陈举林, 邹仁峰, 马 冲. 不同基因型玉米品种耐密性数学表达研究[J]. 杂粮作物, 2001, 21(4): 48-49.
- [8] 李登海: 中国紧凑型玉米之父, 2009-11-19, <http://www.chinacrops.org/kp/%BF%C6%BC%BC%C8%CB%CE%EF/rw13.htm>
- [9] <http://www.lvyinsh.com/newsinfo.asp?id=173>, 2007-11-13.
- [10] 苏方宏. 玉米耐密性的数学表达及其应用 [J]. 玉米科学, 1997, 6(1): 52-54, 68.
- [11] 边大红. 密度对玉米生长发育的影响及品种耐密性评价研究[D]. 河北农业大学, 2008: 28-42.
- [12] 师洪飞. 黄淮海玉米育种的思考 [J]. 玉米科学, 2008, 16(1): 59-61.
- [13] 刘培利. 紧凑型玉米根系高产特性的研究 [J]. 玉米科学, 1994, 3(2): 36-39.
- [14] 崔金虎, 曹庆军, 高亚男. 钾肥不同施用量对耐密型春玉米光合速率和产量的影响[J]. 玉米科学, 2009, 17(6): 93-96.
- [15] 冯春生, 尹枝瑞, 赵述文, 等. 耐密型玉米光合速率和光合产物转运分配研究[J]. 吉林农业科学, 1993, 18(3): 78-83.
- [16] 刘开昌, 王庆成, 张秀清. 玉米叶片生理特性对密度的反应与耐密性[J]. 山东农业科学, 2000(1): 9-11.
- [17] 张永亮, 史振声, 李凤海. 稀植与密植型玉米品种对密度反应的差异[J]. 中国种业, 2008(6): 30-32.
- [18] 薛吉全, 梁宗锁, 马国胜. 玉米不同株型耐密性的群体生理指标研究[J]. 应用生态学报, 2002, 13(1): 55-59.
- [19] 郭 江. 不同株型玉米品种灌浆期光合特性的研究 [D]. 河北农业大学, 2005.
- [20] 张银锁, 宇振荣, Paul MD. 环境条件和栽培管理对夏玉米干物质积累分配及转移的试验研究 [J]. 作物学报, 2002, 28(1): 104-109.
- [21] 徐庆章, 王庆成, 牛玉贞, 等. 玉米株型与群体光合作用的关系研究[J]. 作物学报, 1995, 21(4): 492-496.
- [22] 李宗新, 王庆成, 刘开昌. 不同粒重类型玉米品种耐密性的群体库源特征研究[J]. 玉米科学, 2008, 16(4): 91-95.
- [23] 张守林. 玉米的耐密性与耐密株型的性状选择 [J]. 粮食作物, 2010(4): 112-115.
- [24] 胡昌浩, 董树亭, 王空军, 等. 我国不同年代玉米品种生育特性演进规律研究 产量性状的演进 [J]. 玉米科学, 1998, 6(2): 44-48.
- [25] 赵久然, 郭景伦, 郭 强, 等. 玉米不同品种基因型穗粒数及其构成因素相关分析的研究 [J]. 农业新技术, 1997, 15(6): 1-2.
- [26] 王立秋. 玉米杂交种产量性状与产量的灰色关联度分析 [J]. 玉米科学, 1997, 5(4): 23-25, 29.
- [27] Hebert Y. Root lodging resistance in forage maize: Genetic variability of root stem and aerial part[J]. Maydica, 1992, 37(2): 173-183.
- [28] 黄建军. 不同耐密型玉米品种的抗倒伏特征研究[D]. 石河子大学, 2008.
- [29] 刘志新. 不同耐密性玉米的密植效应及耐密性遗传规律研究[D]. 沈阳农业大学, 2009.
- [30] 刘培利. 紧凑型玉米根系高产特性的研究 [J]. 玉米科学, 1994, 2(2): 36-39.
- [31] 金明华. 玉米自交系的耐密性及其与株型和配合力关系的研究[J]. 玉米科学, 1995, 3(1): 44-47.