

# 玉米理想株型育种生理形态研究概况

于洪飞 戴俊英 沈秀瑛 张 烈

(沈阳农业大学, 沈阳 110161)

**摘要** 通过对玉米株型的研究, 阐述了玉米理想株型育种的三个发展阶段: 几何形态株型育种、生理形态株型育种、优势利用与生理形态相结合的理想株型育种。分析了反映玉米株型的生理参数变化, 指出玉米理想株型是以植株形态、杂交优势、生理、生态为综合指标的高光效性状组合类型, 首先具有较强杂交优势和高光合能力的生理形态, 为株型创造了良好的生理特性和遗传基础; 其次具有合理光合产物的分配效率和生长发育优势, 再次具有较强的抗逆能力, 以保持对环境优良的适应性, 最终创造更高的经济产量。最后对理想株型育种理论及技术进行了分析和展望。

**关键词** 玉米 株型育种 生理形态

## 1 玉米株型育种的三个阶段简述

作物株型研究是从作物育种研究领域最先开始的。1953年, 日本门司(Monsi)、佐伯(Saeki)提出了作物冠层消光系数 $K$ 的概念, 人们由此才开始注意作物叶片在空间几何分布状态变化能够较大程度影响作物的光能利用率, 因而最终影响作物的生物产量和经济产量。1960年, 日本角田重山郎研究了水稻、大豆、甘薯形态、耐肥性与产量的关系<sup>[1]</sup>; 1966年, Asana R D 对小麦株型进行了研究<sup>[2]</sup>; 1968年, 澳大利亚 Donald C M 系统地提出了作物的理想株型(Plants Ideotype)的概念之后, 作物株型问题才引起世界许多国家育种工作者的重视<sup>[3, 4]</sup>。玉米株型育种历史可分为3个发展阶段, 现分述如下。

### 1.1 玉米几何形态株型育种

玉米株型研究一开始就是育种工作者极为关注的重要选择指标, 只是株型内容仅指作物叶片、茎秆等器官在空间分布的几何结构状态, 并且仅以单株的几何形态为株型选择指标。因此, 这一时期育种工作者进行株型育种时仅局限于作物个体范围内进行选育工作, 缺乏考虑作物个体之间、个体与群体之间的竞争和协同, 以及个体、群体与生长环境之间联系和作用。这一时期育种方式被认为是

玉米理想株型育种的初级阶段, 即几何形态育种。早在20~50年代, 育种工作者曾利用矮化基因 *brachytic2* 进行玉米矮化育种, 就是针对玉米株高为目标的几何形态育种, Kempton (1921) 和 Stein (1955) 等研究结果证明, 矮化基因虽然可以降低株高, 但不能减少叶片数和茎节数, 使群体冠层叶片密集, 叶层间没有合理的间隙, 光分布不均衡, 玉米群体生产力不高。这一阶段育种工作, 因为育种目标形态性状较单一, 尽管单一性状的改进似乎不难, 但由于常规生物育种方法, 性状间很容易产生负向效应, 干扰育种目标, 如降低玉米株高, 会减少其生物量, 最终导致籽粒产量下降。由于植株具有很强的自我生理调解能力, 其可根据环境条件把自我器官调节到合适的比例, 从这方面也限制了人为把某类器官过分增大或缩小。几何形态育种目标及技术方法的矛盾必然促使育种工作者寻求解决这些矛盾的方法, 打破几何形态株型育种的局限, 发展株型育种。

### 1.2 玉米生理形态株型育种

由于几何形态株型育种成效进展不大, 育种工作者在意识到个体形态基础上进行作物形态育种忽略了作物在正常生产条件下群体约束的作用机制, 缺乏必要的实践模拟基础。因此, 从60年代起, 育种工作者才开始重

视在群体基础上进行作物株型育种,并且综合作物几何形态和诸多生理特性,强调基因型与环境条件之间的相互作用,重视群体条件下作物株型的综合表现和作物生长发育过程的光合效率、生理表现和产量<sup>[5]</sup>。这一育种方式形成了作物株型育种的中级阶段——生理形态株型育种,它克服了几何形态株型育种的局限。

### 1.3 优势利用与生理形态相结合的玉米理想株型育种

由于杂交育种技术的迅速发展,玉米育种主要以杂种优势利用为株型育种遗传基础,通过植株形态、生理性状的杂种优势表现,强调叶片空间分布状态、叶角大、叶片上举、叶片功能期长、抗衰老、根系发达健壮、吸肥和耐肥性好、茎秆坚韧、抗倒伏、抗逆性强。进入 80 年代,玉米株型育种选择指标不局限在形态及生理方面,而且在生育时期内源库分配和效率方面确立了一些指标,重点缓解生育进程中的光合产物竞争,使个体内部和群体内部的竞争降到最小程度,使玉米在生育前期生长速度快、形成生物量大,迅速形成最大最适叶面积,在生育进程中减少建库、扩库、育源所需养分高峰集中或重叠,从而保证相邻叶片及穗位叶片制造源的能力强,并对籽粒产量的建成贡献率高,提高玉米收获指数这种兼顾优势利用和生理形态的株型育种被称为玉米理想株型育种,现已成为现代育种一种主要形式。

### 2 反映玉米株型的生理形态参数研究进展

玉米是典型的  $C_4$  作物。光能利用率接近 4.8%,而  $C_3$  作物光能利用率仅为 3.0%; $C_4$  作物光合强度可达  $40\sim 90\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ , $C_3$  作物光合强度仅为  $20\sim 40\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 。玉米光合强度高达  $89\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ,在  $100\text{klx}$  的高光强条件下,光合强度仍没有达到饱和,光补偿点在  $1.4\sim 1.8\text{klx}$  之间, $\text{CO}_2$  补偿点为  $5\mu\text{g} \cdot \text{g}$  左右。以上生理特性为创造玉米理想株型提供了施用

技术手段的生理改善空间。

近代玉米育种重视理想株型育种的研究,强调杂交优势、形态、生理生态几方面协调,缓解减低群体间竞争矛盾,尽力使群体间协同效应达到最大,而使作物群体对环境内外的自然资源利用效率最佳,同时非常重视大群体高密度条件下的理想株型选择指标,并把株型选择指标整体作为一个综合概念,多项株型指标包括玉米植株叶片、茎秆、根系、雌雄穗等形态、形体大小、空间方位及分布、个体内和个体间配置方式、生理与生态性状的组配及协作程度等。因此,玉米理想株型育种选育的基本目标是综合作物群体光能利用率,在获得较大生物产量的基础上创造更高的经济产量。因此,这些反映株型的生理形态参数研究对育种目标选择指标有重要指导作用。

#### 2.1 叶面积动态变化过程

许多研究证明,玉米群体的叶面积指数(LAI)与籽粒产量密切相关,通过理想株型建造最优的叶面积动态过程,是获得玉米籽粒产量高产的物质基础。然而用 LAI 模拟最优叶面积动态过程的株型指标是综合性的,个体的株型指标不可能描述和实现群体条件下的株型指标体系。所以,现代玉米育种极重视高密度条件下的株型选择,在增大叶面积指数条件下,比较不同单交种的生理形态株型表现,筛选理想株型或品种。在较高 LAI 的水平上通过株型综合指标的鉴定及评价,筛选理想株型品种。选育出的株型好的后代,在恢复常规密度条件以后,一些在高密度条件下表现出的优良株型特征及产量水平是不容易丧失的。

描述玉米群体叶面积动态变化可用叶面积指数(LAI)随生育时间进程的函数方程表示;它符合  $y=e^k x^p (a-x)^q$  方程<sup>[6]</sup>,A 为叶面积指数为 0 时生长天数;K,P,Q 为试验系数,通过株型好的品种分析的经验方程,从而推断理想株型玉米品种叶面积动态变化规律,进一步确立株型的生理形态具体指标参

数,指导株型育种。

## 2.2 光合势动态变化过程

玉米群体要获得较高产量,既需要较大而适宜的叶面积,而且还需要较大而适宜的光合势。光合势动态变化过程基本与叶面积动态变化过程相类似,在一定范围内,光合势越大,玉米群体光合势的光合作用时期越长,植物体内积累的光合产物越多,最终导致籽粒产量增加。顾慰连等研究结果表明,光合势的发展方向与叶面积发展方向基本一致,随着叶面积指数变化而变化,种植密度及株型不同,将影响叶面积指数和各生育时期光合势的大小。在品种或株型一定条件下,种植密度增大,群体光合势增大,但增加数值超过一定范围时,玉米群体叶面积指数过大,光合势也过大,冠层中叶片相互遮荫,透射光及间隙光从冠层上部向下部急剧减少,使群体大部分叶片处于光补偿点以下,群体光合势的光合功能减弱,群体同化率迅速下降,导致群体总光合在各生育时期的分配不当,光能利用率降低。试验还证明,高产玉米品种,株型结构好,使其群体光合势的60%用于籽粒生产<sup>[7]</sup>。所以,通过玉米群体光合势变化过程描述和评判株型好坏的生理指标,以及光合势在遗传过程的变化及特性,尤其对能够缩短叶面积指数的缓慢增长期和下降期、延长稳定期、增加光合势功能时间的株型育种材料,予以重视,利用这些间接指标分析和筛选株型材料,用于理想型育种。

## 2.3 群体冠层的截光能力和消光系数

育种材料的光合能力评判必然涉及群体冠层的截光能力和消光系数,玉米群体的冠层结构直接影响光分布,太阳光辐射时进入作物冠层,在叶层结构内反射、吸收、透射和漏射。玉米群体冠层反射损失约在10%~30%之间,漏射损失约在10%~20%之间,非色素吸收损失10%左右,冠层吸收用于光合作为40%~60%之间,这其中玉米群体光合效率为3%~7%<sup>[8,9]</sup>,怎样培育出个体株型组成理想株型群体冠层,协调玉米群体

冠层中反射、漏射、吸收和透射的合理比例,以期提高群体光能利用率,反射光多少涉及到玉米群体叶片空间分布状态,尤其叶片伸张角度、方位、叶表绒毛密度等,理想株型育种设计要求协调透射光、间隙光和漏射光合理的光分布,提高冠层截光能力,达到群体光能利用率的提高。除苗期外,玉米群体冠层的光分布在生育期内符合 Beer Lambert 定律<sup>[10]</sup>。因此,加大叶角,可以降低消光系数K,改变冠层截光能力。Russell(1972)在进行选择对比育种试验发现玉米自交系上冲和水平叶片相差11°,它们之间产量无差异;也有学者以植株茎秆与叶夹角为标准进行多次轮回选择比较试验,角度分别为22°和48°,比较结果表明,两者产量也没有明显差异。Pepper等在增大自交系密度为15.8万株/ha时,发现具有上冲叶片的自交系其干物质积累和净光合效率高,籽粒产量也高。深入探索玉米群体中植株叶角和叶片下垂情况也能够影响群体消光系数K,为衡量这一影响效应,Pepper提出了叶向值概念(LOV),并证明叶向值与消光系数相关值达0.775。

消光系数K、叶角和截光能力相互之间存在着复杂关系,改变叶角,消光系数截光能力都发生改变,株型的直观形态指标叶角的大小变动引起截光能力和消光系数K变化,为株型育种生理选择指标的遗传分析提高了理论依据,以此指导玉米理想株型育种研究<sup>[11]</sup>。

## 2.4 株高、叶片厚度、叶片质量

玉米株型关键的形态参数株高对群体冠层的截光能力、光分布状态和光能利用率影响较大。顾慰连等(1982)曾对沈单3号玉米品种的株高与产量关系研究结果证明,反映田间整齐度的株高与籽粒产量关系极为密切,相关系数为0.8729,籽粒产量随田间整齐度的提高而增加,在种植密度50000~53000株/ha条件下,生育后期株高每相差10cm,平均穗粒数减少56.7~64.5粒,而当株高矮至150cm时,几乎不结实,植株不形

成籽粒产量。在空秆率 7.9% 的玉米群体中, 其中 80% 的空秆植株株高没能超过 200cm。所以, 合理的玉米植株高度能够把叶片拉开层次, 冠层间叶片空间分布均衡, 间隙光得到有效利用, 建造合适的源、库、流系统, 为形成较高籽粒产量奠定了坚实的物质基础。50~60 年代, 国外一度运用矮化隐性基因 *brachytic2* 进行矮化玉米育种结果证实, 矮化基因不能减少叶片和茎节数, 使过多的叶子集中在不足 150cm 的冠层高度, 叶片紧密, 层次无致, 光能有效利用率低, 营养体过小, 生物产量低。因此, 矮化玉米的籽粒产量自然较低。顾慰连等研究还证明, 北方春玉米高产株型品种的株高一般在 240~280cm 之间, 这是一个株型育种值得参考的株高参数。

众所周知, 玉米叶片色泽浓淡、厚度大小都能够直接影响光合作用。叶片浓绿、厚度较大虽然有利于支撑叶片坚挺直立, 但严重削弱太阳光的透射率, 不利于群体冠层的光分布和光能有效利用。所以, 玉米叶片不宜过厚, 色泽不宜浓深。顾慰连等研究证明, 反映叶片质量的生理参数叶片叶绿素含量和比叶重与生物产量和籽粒产量相关极显著, 提高两者数值能极显著增加玉米生物产量和籽粒产量。田中明(1977)研究证明, 当叶片消光度 OD 值小于 0.8 时, 玉米叶片的光合强度不再随叶绿素含量增加而增强。这些生理形态指标均为株型育种提供生理依据。

## 2.5 光合能力与同化效率

改进玉米植株空间几何结构及其分布状态, 在  $LAI < 5$  时, 增加群体的光合势和经济系数有效, 而当  $LAI \geq 5$  时, 协调群体冠层的光分布却不能增加冠层的截光能力。因此, 提高玉米群体光合能力是进一步改善玉米株型的突破口。Crosbie T M 等用轮回选择方法提高材料  $CO_2$  交换率分离出不同光合强度的育种材料, 并用多次轮回选择方法提高育种试材的光合强度, 每次可提高 5%, 效果非常明显。但试验发现, 光合能力提高的材料, 其产量并没有得到相应的提高, 因此, 近些年

来育种工作者更加重视群体同化物的分配效率, 希望通过调整同化物的运输和分配状态能够更有效提高玉米籽粒产量, 在生理学源库理论学说指导下, 设计理想株型要求在生长进程中前期争取生长速度和生长量, 能够迅速形成合理的叶面积, 缓解后期源库对同化物的竞争程度, 为形成籽粒产量也贡献大的中部叶片提供较好的营养和光照条件, 强化同化物顺畅运转, 提高同化物的分配效率, 最终提高籽粒产量。

## 2.6 根系动态变化过程

玉米具有健壮发达的根系, 是其成为高产作物的重要原因之一。玉米根系是株型育种不可忽视的生理形态参数指标。玉米根系 80% 集中于地面 0~30cm 土层之间, 而下层 31~100cm 之间的玉米根系不足 20%。玉米根系在土体内的形态、吸收面积时刻影响地上器官的生长与发育, 根吸收面积在生长进程中的动态变化与叶面积动态变化显著相关, 并且在生长进程中发展方向及趋势类似。根系与生物量、叶面积和籽粒产量显著相关, 良好发达的玉米根系动态变化是地上部分器官发育、光能利用率提高、增加籽粒产量的生理保障。现代理想株型育种不能忽略有关根系选择指标。

## 3 玉米理想株型育种的生理指标体系及其育种技术展望

### 3.1 玉米理想株型育种的理论指标体系概说

通过多年玉米生理栽培研究, 顾慰连等总结国内外玉米理想株型的研究成果, 指出了玉米理想株型育种理论指标体系<sup>[12]</sup>, 为育种工作者提供了理想株型育种理论指标体系的理论根据。

#### 3.1.1 植株高度适中, 秆粗穗大

玉米植株高度在 240~280cm 之间, 节数和叶片数目适中, 便于密植, 减少群体冠层叶片过于密集, 使光分布合理而均衡, 相应减少腋芽发生, 达到节流, 茎秆粗壮, 根系发达,

抗倒伏及病虫害,有利于畅流,促进光合产物合理分配运转,增加干物质积累,穗大有利于扩充库,为籽粒产量增加奠定生理基础。

3.1.2 棒上部叶片上举,下部叶片平展,叶片叶绿素含量和保绿度高

玉米主要依靠中部叶片尤其“棒三叶”光合作用积累籽粒产量。因而果穗以上叶片上举,有利于中部叶片或“棒三叶”光合作用,更多积累干物质于果穗中,并使中下部叶片处于良好的光照状态下。下部叶片部平展,增加了群体冠层的截光能力,提高群体光能利用率。此外,希望冠层中不同叶层叶片具有不同光合潜力,上层叶片具有光饱和点高、高耐光氧化性和高光强的适应能力,而中下部叶片具有弱光条件下能多吸收光能的特性,表现为适应广幅光强的生理状态。另外,叶片和茎秆的保绿程度是衡量玉米植株叶绿素含量和衰老程度的重要指标。理想株型要求尤其在水分胁迫下保持绿色叶片时间长,玉米叶片、茎秆在整个生育期内保持叶绿素含量高、维持绿色功能时间长,能够在生育期“活熟”,植株能够使叶片、茎秆衰老时期延迟到果穗籽粒成熟期之后。“活熟”植株可使有效灌浆期间光合产物分配运转顺利进行,又是一种抗病虫害、抗倒伏的标志。

3.1.3 光合产物向籽粒转运积累快, $\text{CO}_2$ 交换率和收获指数高

理想株型玉米具有较高效率利用太阳能制造干物质的生理潜力,并且运转速度快,具有充足的源、源源不断的流顺利地积累到较大而适宜的库中,能够在生育期内源、库、流协调发展,形态结构与生理功能协同有序,高效利用太阳辐射,有效分配光合产物,使群体内竞争达到最小状态,减少因竞争内耗光合产物,更多地形成籽粒产量。

3.1.4 苗期至抽雄开花期较短,有效灌浆期较长

玉米籽粒产量应该是灌浆期间光合生产率乘以灌浆期时间,再加上籽粒中所利用的早期储存物质。灌浆期相对长一些,就是源对

库充实的时期长些,籽粒增重最旺盛的时期是有效灌浆期,这段时期适当长一些,有利于籽粒充实饱满,粒重增加,品质提高。

3.1.5 健壮发达的根系系统

我们试验研究证实玉米生育早期的根重、不定根重、种子根百分率、根体积、根吸收面积等指标仍是生育后期乃至成熟期根系健壮发达与否的评判指标,这些生理方面的研究结果为我们在遗传育种中通过生育初期识别具有优势根系系统的基因型提供了方便而有效的识别方法,而根系生长的量和速度都是一种累加效应数量遗传,发达或弱小的根系遗传现象不可能用单基因遗传因子解释。玉米理想株型设计要求其根系系统根层数多、根量大、根吸收水肥能力强、生长速率大,这些根系优势指标为地上部茎、叶创造了良好的营养基础,并且这些指标可以在自交系的生育前进行评判和鉴定,很大程度上减轻了玉米株型育种的强度。

3.1.6 抗逆性强而广泛

理想株型玉米必须具有较强的抗逆特性,而且抗逆性较广泛,随着抗性育种的趋势由垂直抗性向水平抗性发展,玉米理想株型育种可通过多基因抗性的自交系,为选育出抗性强的单交种提供亲本。理想株型玉米抗性要求有广泛的适应性,而又具有遗传上的异种性(Heterogeneity),以减少感染毁灭性病虫害的危险,并且具有生理上的安全性和稳定性。

3.2 玉米理想株型育种发展的展望

3.2.1 丰富株型种质资源

为扩大玉米株型育种的种质资源,增加玉米理想株型选育成功机率,世界范围内应加强玉米种质搜集和保存工作,尤其努力丰富玉米株型育种的基因材料,发展现代基因工程等高新技术创造人工理想株型育种新材料,为理想株型育种提供可以利用的丰富种质资源,以期使玉米株型育种类型丰富、遗传基础深厚、综合农艺性状优良、株型上具有优良特性。

### 3.2.2 重视若干反映株型的生理形态参数在遗传过程中的变化特性

重视植株形态和生理参数在遗传过程中的变化及遗传特性,利用计算机技术进行早代株型生产力鉴定,确立这些参数遗传特性及其对籽粒产量的综合影响,利用这些参数分析评判株型好坏,建立计算机分析及评判玉米株型选育专家系统,提高玉米理想株型育种的高科技含量,提高育种效率。

### 3.2.3 继续发挥自然生物方法潜力

尽管现代基因工程技术发展迅速,但它还不具备自然生物方法的操作优势,取而代之。继续发挥生物方法优势,充分利用现有株型材料,利用杂种优势特性,克服株型育种综合性状负效应明显的难点,采用回交或轮回选择方法,在已有较好株型的基础上,通过回交改良某个性状或导入株型优良的某些基因,使株型得到进一步的改善,使其更具理想型,同时也避免了多个性状集合而产生性状间的负效益,再采用轮回选择方法使杂种材料基因自由而广泛重组,打破基因连锁,从而更进一步克服性状组配中的负效应,更有效地选育出理想株型玉米品种。为了实现高产高效优质农业,高产高效优质栽培应纳入玉米理想株型育种的技术体系中来,建立育种、栽培技术和经济效益相结合的玉米生产

体系。

玉米理想株型育种是现代玉米育种大有发展的育种领域,探求玉米理想株型育种的新理论、完善和创新育种技术,是目前及今后理想株型育种的重大课题。

### 参 考 文 献

- [1] 角田重三郎,形态と机能かうみな多收性品种,稻の形态と机能,1960,4:1—10
- [2] Asana R D., Ideal and Reality in Crop plants I wheat. J. Indian Agric. Res. Inst. 1966, 3: 63—60
- [3] Donald C M et al., The Breeding of Crop Ideotypes. Euphric, 1968, 17: 385—403
- [4] Chandler Jr R F., Plant Morphology and stand Geometry in Relation to Nitrogen Physiological Aspects of Crop Yield. Amer Soc., Agronomy and Crop Sci. Soc Amer USA 1969, 265—287
- [5] Mock J J et al., An Ideotype of Maize Enphytica, 1975, 24: 613—632
- [6] 顾默连等, 顾默连论文选集, 沈阳: 辽宁科技出版社, 1992, 238—239
- [7] 顾默连等, 顾默连论文选集, 沈阳: 辽宁科技出版社, 1992, 237—248
- [8] 章履孝, 玉米的理想株型育种, 《江苏农业学报》, 1991, 7 (1), 45—48
- [9] 沈秀瑛, 作物生态学, 沈阳: 沈阳农业大学, 1992, 13—14
- [10] 顾默连等, 顾默连论文选集, 沈阳: 辽宁科技出版社, 1992, 228—235
- [11] 沈秀瑛, 作物生态学, 沈阳: 沈阳农业大学, 1992, 38—40
- [12] 顾默连等, 顾默连论文选集, 沈阳: 辽宁科技出版社, 1992, 279—284