

文章编号: 1005-0906(2004)02-0021-05

# 对生玉米研究进展

李凌雨<sup>1</sup>, 闫彩清<sup>1</sup>, 张名昌<sup>1</sup>, 董民堂<sup>1</sup>, 王学雄<sup>1</sup>, 赵飞<sup>2</sup>

(1. 山西省农业科学院作物遗传研究所, 山西 太原 030031; 2. 山西省农业科学院植物保护研究所, 山西 太原 030031)

**摘要:** 综述了对生玉米的植物学形态特征、遗传育种、植物生理及生物化学等方面的主要研究进展, 并对对生玉米的利用价值和前景进行了阐述。

**关键词:** 玉米; 对生叶; 互生叶

**中图分类号:** S513.01

**文献标识码:** A

## Study Progress in Oppositifolious Maize

LI Ling-yu<sup>1</sup>, YAN Cai-qing<sup>1</sup>, ZHANG Ming-chang<sup>1</sup>, DONG Min-tang<sup>1</sup>, WANG Xue-xiong<sup>1</sup>, ZHAO Fei<sup>2</sup>(1. *Crop Genetics Research Institute, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Taiyuan 030031;**2. Plant Protection Institute, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Taiyuan 030031, China)*

**Abstract:** Main study progress of oppositifolious maize in plant form characteristics, crop genetic and breeding, plant physiology and biochemistry were summarized in this thesis. At the same time, the utilities and developmental prospects of oppositifolious maize were also expounded.

**Key words:** Maize; Opposite leaf; Alternate leaf

玉米是禾本科 *Zea* 属中仅有的一个 *Mays* 种, 其叶片为互生, 即每节着生一片叶, 在中部叶片的叶腋中, 可分别着生一个果穗。根据植物分类学, 一般禾本科植物没有对生性状, 对生玉米品种的出现是一个例外, 对生性状是一个新的变异类型。所谓的对生玉米是指茎秆同一节位上的果穗和叶片都相对且成对而生, 在其叶腋内可分别着生 2 个、4 个甚至 6 个果穗。它是一个极具研究价值的遗传资源。又由于这种对生的多果穗性状具有较高的丰产性能, 因而高产育种极其珍贵的种质资源, 具有重要的育种学意义。无论是从植物形态还是从遗传育种角度看, 对生玉米都将随着选择进化程度的提高, 日益显示出其重要的应用价值。关于对生玉米的研究, 国外报道尚很少见, 国内报道最早见于 1982 年。此后, 各学者相继从对生玉米的形态特征、遗传育种、生理和生化等方面开展了一系列研究工作, 并取得了一些可喜的成果。本文对有关对生玉米所取得的主要研究进展进行综合评述, 以期能对玉米遗传育种同行有所启示。

收稿日期: 2003-06-12

作者简介: 李凌雨(1960-), 男, 农学学士, 山西省农业科学院作物遗传研究所, 副研究员, 主要从事玉米遗传育种研究。

Tel: 0351-7128002(0)

## 1 对生玉米的形态特征

对生玉米的各个器官形态, 除根系与普通玉米无多大差别外, 其余的茎、叶、雄穗和果穗等部分均有很大的区别。

### 1.1 茎

对生玉米的茎秆, 从外观上看近似方形, 这是由于对生玉米在同一节位上的两片对生叶呈“L”形的叶鞘对合而成的缘故, 真正的茎的横截面亦近似方形, 但不像从外观上看那样规则。着生叶鞘的茎节处有两道通至上一茎节的对生芽沟, 它自地面节长出, 约至上 5~7 节处, 芽沟深浅因幼芽发育的大小而异, 穗越大则芽沟越深。方茎形成于对生叶发生之后, 自交系的茎粗一般为 2.1~2.5 cm, 株高 47~140 cm; 杂交种的茎粗可达 3.0~4.5 cm, 株高 140~190 cm。此外, 对生玉米也常常发生双茎对生现象, 自基部或较上部长出, 双茎有时对生, 有时与普通的互生玉米相同, 若主茎受损, 下部可分生出 3~4 个较小的方茎。

### 1.2 叶片

对生叶片的大小及与茎所成夹角与互生玉米相似, 不过以细长、宽短的两类为主。对生叶片一般 12~16 对, 全株叶片可达 36~39 片; 穗位叶一般在第

7~9对,从顶端向下则多在第5~7对;成株叶长多为40~85 cm,一般为70 cm,叶宽多为6~10 cm,一般为8 cm。由于叶片数的增加,总的叶面积大大超过互生玉米。对生叶片的发生部位有三种类型,即基部及上部互生,中部对生;基部互生,中上部对生;上部互生,中下部对生,其中以第二种类型占绝大多数。对生叶片的形成期因品种而异,早的始于3~4片叶,晚的9~10片叶,多数在5~6片叶形成,占41.6%。对生叶片的排列形式有十字形和螺旋形两种,其中以十字形最为常见。

### 1.3 雄穗

与其茎秆相同,对生玉米的雄穗主轴也近似方形,且有交互较浅的对生穗沟。穗茎上有一环节,在环节上相对着生雄穗分枝,其上长出一个短枝梗,有时长出两个,枝梗长短大小甚至花药都很对称,再往上第二对、第三对也是如此,但多数在第三对以上,因雄穗分枝较多,且越来越密集,或因枝梗稍变弯曲,密集得难以分辨。

### 1.4 果穗

对生果穗着生于方茎的对角线上,即从两片叶鞘的中心——芽沟内长出。着生对数一般为2~5对,至少1对,最多可达4对,少数情况下果穗数目为奇数。每对果穗的大小一般表现为由上到下逐渐变小,自交系果穗长6 cm,粗3 cm;杂交种则最长可达27 cm,最粗5.2 cm。对生玉米果穗的行数较多,一般18~20行。自交系的千粒重最低,仅为50 g,品种材料多为250~300 g,杂交种最高可达366 g。单穗粒重最小的仅30 g,一般以100 g左右居多。试验表明,一对果穗子粒重为230 g,3穗子粒重为275 g,4穗为302 g,单株产量最高达550 g。对生玉米的粒形、粒色与互生玉米相同,且子粒颜色通常为黄白相间,任何一种颜色的自交或杂交需经较多世代才能达到纯合。

### 1.5 株型

对生玉米的株型通常有3种:一是直立型,约占70%,是育种的基本材料;二是匍匐型,占5%左右;三是半直立型,约占20%左右。据杨建中等的研究结果,对生玉米的株高与正常的互生玉米相同,但又分离出br基因型和d基因型的矮生植株,匍匐型植株具有La基因型,但经3代自交选育后匍匐性状即行消失。另外有个别株系的茎秆有分枝现象,分枝部位在地上部分的1 m之内均可发生。

## 2 对生玉米的遗传育种研究

### 2.1 关于对生玉米的显隐性遗传

关于对生性状的遗传有两种不同的观点:一种观点认为对生性状属于隐性遗传;另一种观点则认为对生性状属于显性遗传。但两种观点的共同之处在于他们均认为该性状的遗传机制复杂,受多对基因控制,具有互作遗传行为,主张后一种观点的占绝大多数。刘仲元认为,对生玉米是由隐性演变而来,是一种尚未稳定的品种材料,它具有复杂的遗传性。田秋元等的研究结果证实,对生性状为显性,互生性状为隐性,对生和互生的遗传不属于简单遗传,而可能受两对或两对以上的基因控制,甚至有更为复杂的遗传机制。王波等从对生玉米与甜、糯玉米的杂交试验中得出,对生性状受显性基因控制。刘正等采用对生玉米给常规杂交种授粉,观察 $F_1$ 代的对生株率后认为,对生性状受显性基因控制,但从不规则的对生频率看,该显性基因还受到别的基因的影响。杨建中等根据对生玉米的外部特征判断,其可能属于Tr基因型,但对这一基因的位点和作用尚不清楚,对生性状不属于简单遗传,可能为基因互作,因此,选育对生叶株的绝对纯系是比较困难的。

### 2.2 对生玉米在自交、杂交情况下的遗传表现

对生玉米自交情况下表现出3个特点:一是遗传性极不稳定,对生株频率的出现不规律;二是出现对生的遗传频率很低,且遗传进度慢,也有反复;三是在加大选择压的情况下,其出现频率有越来越高的趋势。杂交时,无论对生作母本或父本, $F_1$ 代的绝大多数不会出现对生,但在加大选择压时,对生株率显著提高。对生株间杂交时, $F_1$ 代出现对生的频率较高,其穗行率超过80%,说明利用杂种获得有效的对生性状是可能的。随着杂交亲本自交世代的增加和对生遗传成分的增多,对生株率有提高的趋势,据认为是由于自交的结果而提高了对生株率。互生 $\times$ 对生、对生 $\times$ 对生的后代,凡 $F_1$ 中出现对生的,其 $F_2$ 不论出现对生与否,在继续自交后其 $F_3$ 仍会发生强烈分离。原对生中不出现对生,固然与其后代的强烈分离有关,但互生中又出现对生的情形,说明其显隐性演变特别频繁,证明它们的遗传是较复杂的。对此,王波等也曾采用多种育种方法,但未能得到稳定或有规律的后代系统,对生玉米自交6代后,其后代群体仍分离为对生与互生两种类型,且对生株频率变幅很大,在0~80%之间;隔离区混合自由授粉,对生株频率变化不大;对生与甜、糯玉米杂交时, $F_1$ 产生对生植株,据此认为,对生性状受显性基因控制。来源相同的对生后代分离群体无全对生株系。对同一对生自交穗分离出的大量对生玉米自交后代系统进行大群体选择,仍未得到一个全对生株型的后

代系统。

### 2.3 对生玉米用于群体轮回选择的研究

刘正等在利用对生玉米进行相互全姊妹轮回选择方面作了一些探讨。他们以单交种 $\times$ 对生玉米,  $F_1$ 均出现对生株,但其频率较低(仅 19.5%)。杂交  $F_1$  对生株频率与父本的对生控制基因有关,对生株频率通常是杂交种低于对生自交系,这样,选择优良的对生频率高的自交系统与常规材料杂交,即可增大后代对生株的选择几率。对生株  $F_1$  无论是自交还是姊妹交,  $F_2$  均出现对生株,说明对生性状导入常规杂交种后仍可以遗传,虽然不同单株系统的对生频率有高低,处于分离状态,但总体上看,对生频率呈上升趋势。

来自交系与对生玉米杂交的结果得出:①对生玉米与无对生血缘关系的自交系杂交,无论是作父本还是母本,  $F_1$  均出现对生株;而半数测配系统内正反交对生株出现频率差异不大。②杂交  $F_1$  对生频率的高低与对生亲本株呈正相关。③对生性状在自交系与对生玉米的杂交后代中也是可以遗传的,而对生频率在系统间的分离和逐代的提高,与杂交种和对生玉米的杂交结果一致。可见改良群体中导入对生性状后,对生株的再选择利用是有保证的。

对两个隔离对生群体不同年份对生频率的变化研究表明,群体对生株出现频率不是逐年上升,但对生株至少在群体中占有 1/3,说明对生控制基因在群体中的遗传还是相对稳定的,这有利于相互全姊妹轮回选择的再组合群体下轮的选择。试验结果显示,23 个对生玉米间的杂交组合中,对生株率高于双亲的组合有 9 个,居双亲之间的有 10 个,低于双亲的有 4 个,对生株率高于 50%的组合有 12 个,最高达 75%,最低为 26%。

同行内对生株与互生株姊妹交的结果显示,对生玉米分离出来的互生株自交时,大多数互生株内的对生基因受抑制不能表达;同行内对生 $\times$ 互生姊妹交结果表明,互生株内的对生基因对数较对生株少;而与外源常规杂交种、自交系相比,频率却高得多。这意味着含有对生血缘的互生株在群体改良中,不仅能稳定遗传原有的株型,且在姊妹交后仍能保持一定比例的对生株,这样既可以避免对生株或互生株两者其一的极端消长,又有利于提高选择机会和鉴定效果。

## 3 对生和互生玉米若干生理指标研究

### 3.1 对生和互生玉米各叶位的叶面积分布

陶汉之等的研究表明,对生玉米单株叶数

较互生玉米高出 192%~220%,其单株叶面积高出 130%~190%。对生玉米单株平均叶面积(两片对生叶的面积)高于互生玉米,但单叶平均面积低于互生玉米。对生和互生玉米植株各叶片面积随叶位不同而变化,不同叶位与叶面积之间存在极显著的二次抛物线回归的关系,对生、互生玉米叶面积最大的叶位为 5~6 叶,该叶位恰是玉米果穗着生或邻近的部位,无疑它对玉米果穗子粒产量贡献起着主要作用。

### 3.2 对生和互生玉米的比叶重、光合强度及叶绿素含量

比叶重反映了叶片光合产物的积累情况。陶汉之等的研究得出,灌浆期对生玉米与互生玉米的比叶重差异不显著。蔡永萍在玉米抽雄后测定了对生、互生玉米各自的比叶重,结果发现,8 时、10 时、14 时及 16 时的 4 个时点中,对生玉米的比叶重均高于互生玉米。并且发现玉米比叶重在一天中呈逐渐增加趋势,以傍晚最高,此时正是光合产物积累、叶片非碳水化合物含量最高之时,这与大豆上的报道一致。不同时期,分别在离体和非离体条件下测定 6 个品种(系)的对生、互生玉米光合强度间的差异不显著,但绝大多数情况下,对生玉米的光合强度要高于互生玉米。蔡永萍等在玉米抽雄后测得对生、互生玉米的光合强度分别为 4.485 mgDW/(dm<sup>2</sup>·h) 和 3.759 mgDW/(dm<sup>2</sup>·h),前者较后者提高 19.3%,证明抽雄后对生玉米叶片有较强的光合能力,可积累较多的光合产物,以满足多果穗对灌浆充实的需要。灌浆期起,对生玉米叶绿素含量显著高于互生玉米,对生、互生玉米的叶绿素含量分别占其叶片干重的 0.285%和 0.253%,分别为 1.53 mg/dm<sup>2</sup> 和 1.27 mg/dm<sup>2</sup>,前者较后者分别提高 12.6%和 20.5%。灌浆期起,对生玉米叶绿素总量显著高于互生玉米,表明对生比互生玉米能延缓衰老,因此有利于玉米子粒充实。综上所述,抽雄后对生玉米叶片的比叶重大于互生玉米,叶绿素含量高于互生玉米。可见,对生玉米光合能力强,这和其光合强度高是一致的。对生玉米的光合能力强,积累同化产物多,这正是能保证多个对生果穗灌浆结实的生理基础。

### 3.3 对生和互生玉米的蒸腾速率、气孔导度的日变化

蔡永萍等的研究发现,玉米叶片的蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)随一天中光量子通量密度(PFD)、叶温(T<sub>l</sub>)及蒸汽压亏缺的变化而变化。天气晴朗,PFD 和 T<sub>l</sub> 在中午前后最高,而蒸汽压亏缺最高值在 PFD、T<sub>l</sub> 最高值之后 1~2 h,其 Tr、Gs 以中午前后最

高,日变化呈单峰型。当中午前后天空有云层时,Tr、Gs及蒸气压亏缺都降低,Tr、Gs出现低谷。对6个品种(系)群体的对生和互生玉米叶片Tr、Gs的测定结果显示,对生玉米的日平均Tr和Gs均低于互生玉米,幼苗期不明显,而在抽雄期较明显。较低的Gs使其气孔阻力增大,降低了Tr,有利于减少水分散失。因此,较低的Gs可能是不同栽培品种玉米抗旱性强的指标之一。自然条件下,玉米叶片Gs取决于对光、温、水分的响应,Gs直接影响Tr,Tr和Gs之间有着密切的线性关系,两者间呈显著正相关,且不论是幼苗期还是抽雄期对生玉米Tr与Gs的相关程度均大于互生玉米。Tr、Gs与生态因子间的综合变化密切相关,PFD是决定对生、互生玉米叶片Tr和Gs的主要生态因子。

### 3.4 对生和互生玉米叶片的相对含水量、水势变化和水分利用率

水势和相对含水量是反映作物水分状况的两个重要参数。蔡永萍的研究发现,抽雄期玉米叶片相对含水量从上午逐渐下降,中午前后较低,下午再度逐渐上升。玉米叶片相对含水量的变化趋势与蒸腾速率、气孔导度变化呈显著负相关。在玉米抽雄期,于蒸腾速率日变化的高峰期同时测定对生、互生玉米叶片的相对含水量和水势,可以看出对生玉米叶片的相对含水量、水势均高于互生玉米,而蒸腾速率、气孔导度均低于互生玉米。这表明对生玉米叶片储水能力增强,不易缺水,能缓解细胞水分的紧张状态,有利于抵抗水分胁迫,水分利用率提高。

## 4 对生玉米的生物化学研究

田秋元等采用对生玉米的自交后代群体,在玉米5~6叶及8~9叶期,对对生玉米叶片的过氧化物同工酶、酯酶同工酶进行了分析。

### 4.1 对生玉米自交后代叶片的过氧化物同工酶表现

从其过氧化物同工酶图谱可见10条酶带,其中第2和第7两条酶带出现了变异,即第2条酶带在有的植株中消失了,第7条酶带在有的植株中出现了。它们也同时在有的植株中出现,根据这两条酶带的差异,可将所有酶谱分成四种类型。过氧化物同工酶表现与对生性状有一定的关系。从第2和第7两条酶带同时出现或消失的情形看出,第2条和第7条酶带间的变异不具相关性,这两条酶带的变异在对生和互生玉米中同时出现。研究发现,第2和第7两条酶带的变异与株高有一定关系,对生玉米株高,大于170cm植株的两条酶带均未发生变异,而小于

170cm的植株出现了这两条酶带的变异。8~9叶龄叶片酶带类型与5~6叶龄叶片酶带类型具有相同的变化趋势,说明不同生育时期叶片酶带类型具有一定的稳定性。但从变异频率看,高叶龄酶带的变异频率要大于低叶龄。

### 4.2 对生玉米自交后代叶片的酯酶同工酶的表现

从酯酶同工酶谱上可见3条酶带,其中第1、2两条酶带出现了变异,其中一条酶带在某些植株中消失了,但未发现同时消失,可将酯酶同工酶分为三种类型。与过氧化物同工酶相同,酯酶同工酶亦具有一定的稳定性,但8~9叶龄酶带的变异频率较5~6叶龄要大,说明随着叶龄的增长,酯酶同工酶的变异亦增加。在对生和互生植株中,过氧化物同工酶和酯酶同工酶均有不同程度的变异,由此看来,这两种同工酶的表达与对生性状的关联不大,但是,两种同工酶的变异与对生植株的高矮有一定关系。

## 5 对生玉米的利用价值及前景展望

### 5.1 作为新种质开辟高产育种的新途径

由于对生玉米具有合理的“源库”基础,对于玉米高光效育种是一个十分理想的材料。因其植株较矮,叶片呈十字形展开,叶片较多、分布均匀,能有效地接收光能,密植、稀植都有利于生长发育,且果穗对生,这比双穗、多穗的育种更为有利。因此,利用“多叶多穗”又可开辟一条高产育种的有效途径。如经人工改良后,在公顷留苗51000株的情况下,果穗大小从原来的长6cm,粗3cm分别进展到27cm和5.2cm,穗粒重从小于50g进展到150g,单株粒重达到496.5g,这充分说明对生玉米具有较大的增产潜力。

### 5.2 作为新的遗传资源丰富玉米基因库

根据植物分类学,一般禾本科植物没有对生性状,对生玉米的出现是一个例外。经过多代选择,目前对生玉米已基本形成了一个遗传基础相对狭窄的独立群体,这无疑对日益贫乏的玉米种质基础是一个补充。

### 5.3 作为新材料开展对生玉米的遗传研究

研究表明,玉米对生性状的遗传极其复杂,采用多种育种方法也未得到稳定而有规律的对生后代系统,这就需要不断变换研究手段,使用新技术、新方法,深入探索研究对生玉米的特殊遗传机制,无论是理论上还是实际应用上都具有重要意义。

### 5.4 作为新类型成为玉米育种的中间材料

鉴于对生玉米材料特殊,故作为玉米轮回选择的基础材料或作为“桥梁”亲本是非常有用的。首先

它同现有的玉米资源有一定的遗传距离;其次,它用在相互全姊妹轮回选择上是个好材料,因为有两个稳定遗传的果穗可以利用。虽然对生株后代的分离仍不具有规律性,但也不妨碍其应用。对生玉米和单交种、自交系杂交后,均能产生对生株,而选择又会使对生株逐代增多,说明对生玉米可以作为桥梁亲本导入外源种质。隔离群体内混合杂交的结果,已预示着对生群体遗传不会影响再组合群体下一轮的选择,对生株之间的杂交、对生株和互生株之间姊妹交的结果,为单株鉴定、新组合利用奠定了基础。总之,对生玉米的介入,可使玉米群体改良、自交系选育和杂种优势利用三者有机地统一起来,从而高效率地开展玉米遗传育种工作。

### 5.5 围绕对生玉米开展综合性的基础研究

从生化研究结果看,对生玉米与互生玉米在一些酶谱上存在差异。从植株茎、叶的组织切片看,其结构也不尽相同。这就提示我们,对生、互生玉米两种株型有着本质上的不同。从分子水平到植物组织结构都有值得比较分析研究的地方。所以,对于植株形态、组织、生理、生化、遗传和育种,对生玉米都提

供了新的研究内容。

这里需要指出的是,真正解决对生玉米的利用问题,无论是改良品种和群体,或者是利用杂种优势,其关键都在于既要使每对果穗达到较大的穗重,又要使对生株的出现频率达到 100%,并且二者只有同时取得突破,而又能稳定遗传时,才能真正实现利用对生玉米的最终目标。

### 参考文献:

- [1] 刘仲元. 对生玉米品种的遗传分析[J]. 安徽农业科学, 1982, (3): 36-41.
- [2] 杨建中, 朱全志. 对生叶玉米的发现及研究初报[J]. 甘肃农业科技, 1982, (4): 11-12.
- [3] 田秋元, 程备久, 王波, 等. 玉米对生性状的遗传及同工酶分析[J]. 安徽农业科学, 1994, 22(3): 216-218.
- [4] 王波, 谷业理, 黄保宏, 等. 一种新玉米种质资源——对生玉米[J]. 作物品种资源, 1995, (4): 31-32.
- [5] 蔡永萍, 陶汉之, 程备久. 对生玉米叶片蒸腾、光合若干特性的研究[J]. 安徽农业大学学报, 1996, 23(4): 474-477.
- [6] 刘正, 王波, 程备久, 等. 利用对生玉米进行相互全姊妹轮回选择的基础研究[J]. 作物品种资源, 1998, (3): 13-17.
- [7] 陶汉之, 李展, 孟彩萍, 等. 对生玉米叶面积分布、蒸腾速率和水分利用率的研究[J]. 作物学报, 2000, 26(1): 65-70.