

文章编号: 1005-0906(2006)02-0067-04

玉米产量形成与源库关系

李明, 李文雄

(东北农业大学, 哈尔滨 150030)

摘要: 研究表明, 源库均影响玉米的产量。在不同基因型间源库特性存在差异, 而基因型的源库性状表达又受到环境条件的限制和栽培措施的调控。基因型与环境条件之间原有的平衡关系, 因新品种应用而打破, 需要通过栽培措施调节环境条件, 以满足品种遗传潜力发挥的要求, 即通过栽培措施调节源库关系来协调个体与群体矛盾, 从而在基因型与环境条件间建立新的平衡关系。产量形成过程中, 产量的提高和潜力的发挥是作物与环境相互作用的调节过程, 表现在源库平衡关系中, 源是主导因素, 库随源的变化进行调整, 达到源库新的平衡。因此, 源库不平衡是绝对的, 平衡是相对的。

关键词: 玉米; 产量形成; 源; 库; 品种; 调控

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Relationship Between Maize Yield Formation and Source-sink

LI Ming, LI Wen-xiong

(North-East Agriculture University, Harbin 150030, China)

Abstract: The study indicated that source and sink traits all affected the yield of maize. The traits of source and sink were different between different genotypes, and their expressions were limited by environment condition and regulated by culture measure. The balance of the original relation between genotype and environment was changed by the use of new cultivar. And the environmental condition should be regulated by means of cultivation measure to meet the need of variety the hereditary potential into play, i.e. regulating the source-sink relation to coordinating the contradiction between individual and population by means of cultivation measure. Thus establishes the new balance of source-sink relations between the genotype and environmental condition. In the formation of yield, the increasing of yield and to bring the yield potential into play is the regulation duration of crop and the environment interaction. In the relation of source-sink balance, the source is the dominant factor, and the sink adjusts along with the changing of source to achieve the new balance between source and sink. Therefore, unbalance is absolutely, and balance is relatively.

Key words: Maize; Yield formation; Source; Sink; Variety; Regulation

源库关系问题是作物生理中最重要的问题之一, 它把群体光能利用和作物产量形成紧密联系起来, 因而众多学者进行了多方面研究。Evens 在《作物生理学》一书中利用一章的篇幅, 以作物产量的生理基础为题对作物源库和产量的关系进行了深入分析和综述^[1]。过去 30 年, 人们对作物产量形成过程的认识更加深入, 对源库关系的研究更加广泛, 涉及水

稻^[2~9]、小麦^[10,11]、大豆^[12,13]、棉花^[14,15]、玉米^[16,17]等各种作物。但很多观点大相径庭, 尤其是在源和库何者是产量限制因素, 仍是“仁者见仁”, “智者见智”。就玉米而言, 由于试验环境条件、供试品种、产量水平、种植方式、处理方法以及分析角度等方面的差异, 形成了不同的看法, 其中不乏矛盾之处。包括源限制说^[18,19]、库限制说^[20]、源库共同限制说^[21,22]、品种差异说^[19~23]、环境差异说^[19~21]、群体水平说^[24]等, 并在栽培技术上提出了保源增库理论^[24]、扩库限源增效理论^[25]等。但是在表现不同的现象背后, 必然存在统一的基本规律有待人们去揭示。通过我们的试验结果和对前人研究结果的分析表明, 这些看法基本可以围绕基因型与环境条件(包括栽培措施)相互作用的动态平衡

收稿日期: 2005-04-11

基金项目: 黑龙江省科技厅项目“高产春玉米提质增效调控技术体系研究”(GOOB02032)的一部分内容

作者简介: 李明(1964-), 男(满族), 辽宁岫岩人, 研究员, 博士, 从事作物高产优质栽培育种研究。Tel: 0451-55190357

E-mail: liming@neau.edu.cn

李文雄为本文通讯作者。

关系加以统一。

1 玉米的源库关系

我们利用不同群体下减源限库的办法,对两个类型(平展型和紧凑型)4个品种进行分析,结果表明,不同品种的产量对减源限库的反应不同^[26]。四单 19 的源虽较小,叶片早衰,但是库容较大,子粒增重过程调动临时储存的光合产物能力较强,茎鞘的干物质减少较多,适宜群体相对较小。DH808 的源虽较大,成熟时叶片仍保持绿色,但库容有限,后期光合产物再分配能力较弱,茎鞘干物质略有减少,适宜群体相对较大。后者的特点被认为是高产的重要特征,因为它反映了子粒与叶片对氮素争夺的矛盾得到缓解,不会出现前者因光合产物输送至子粒的同时,叶片中的氮素也向子粒转移,导致叶片早衰现象出现(Tollenaar)^[27]。试验还反映出玉米源库性状在生长过程中不断调整变化,具有较强的源库自我调节能力(尽管品种间的表现不同)。当源限制时,通过部分子粒败育保证剩余部分子粒充实(尽管粒重略有减少);当库限制时,能发育的子粒尽可能增加粒重,剩余的光合产物储藏在临时库中。这种调节在源库关系上就是源和库之间相互适应,使库源比接近适宜的范围。

Worthy 等(1974)、Barnett 等(1983)认为,玉米开花后物质生产量高的品种,子粒产量高或茎鞘在成熟期尚有可转移的碳水化合物,不同品种不同栽培条件下均以单位面积总粒数多者为产量高,表明玉米子粒产量受库容能力的限制,进一步增产必须寻找扩大库容的途径^[28]。其实是反映了一类玉米的特点,即源的供应能力很大,而库容相对较小,适宜密植,如同我们试验中的 DH808 以及 Tollenaar 等报道的 Pioneer3902。胡昌浩等对华北地区过去半个世纪的品种改良研究发现,90 年代的新品种,花后 LAD 大,积累的光合产物多,花前茎及叶鞘中储藏的光合产物向子粒转移的比例降低,比 50 年代和 70 年代品种的源性状得到改善^[29]。表明品种之间存在差异,因此这种观点可以用基因型来概括。

2 生态条件对源库的调节作用

Daynard 及 Tollenaar 曾提出产量的源库限制特征因生态条件而异,在高纬度地区通常表明是源限制^[18]。在高纬度温带,玉米一般植株矮小,雄穗小,顶端优势低,经济系数 >0.5 ,对前期积累的干物质能充分利用,灌浆期“源”不足是限制产量的主要因子(墨西哥国际玉米小麦改良中心)^[19]。这种观点同样反

映了一类基因型的特点,如同本试验中的四单 19,成熟期茎及叶鞘干物质大量被子粒调动。前面已经提到 Tollenaar 等人后来认识到玉米品种间的源库特性差别,而墨西哥国际玉米小麦改良中心的观点明显带有品种类型的色彩,它反映了过去基因型与环境间适应和选择的结果。对高产来说,必须选择生物产量大的品种,并在此基础上提高经济系数,否则单纯提高经济系数十分困难。事实上热带的材料被引到温带,温带的材料被引到寒地用于玉米育种和栽培,北方寒地利用的品种正在改变,如 DH808 这样的品种株高 3 m,株型紧凑,耐密性好,活秆成熟,保绿性好,后期干物质积累数量很多,而茎鞘(临时库)向子粒转移的数量较少。

环境条件不同肯定对玉米产量的形成产生影响,基因型与环境的相互作用反映在作物自身是个体与群体的矛盾,更进一步说,是作物生长发育过程中的源库平衡关系。陈国平等通过两个品种(紧凑多花型和紧凑中花型)在不同生态条件(新疆、北京、济南、扬州)下的联合试验提供了很好的例证,根据该试验提供的 4 地的日照时数和产量,两者变化最为一致,呈显著正相关($r=0.972^*$),产量与 4 地平均气温为负相关($r=-0.589$)。可以看出,产量与光辐射呈正相关关系,而气温高、温差小导致干物质积累减少,即截获的光能因呼吸作用消耗过多,因此由于源供应能力的差异造成 4 地产量的差异^[21]。4 地的联合试验非常有意义,但该论文的结论(源库都是限制因子,但库相对作用更大)由于处理的方法和角度的角度而存在商榷之处。

3 栽培措施调节源库关系

有关栽培技术对玉米源库和产量的影响,我们利用一个源较强而库相对较弱的品种在不同施肥水平、不同施肥比例和不同群体条件下得到的结果表明^[26],源库关系在个体和群体中反映的规律不完全相同,栽培措施对玉米源库性状的调控效果在个体和群体中也不完全相同。当花后平均 LAI(代表源)较低或群体粒数(代表库)较少时,增加两者均能提高产量,它反映了小群体条件下个体与群体间的矛盾较小,尽管个体源库较大,但是群体的源库数量不足,因此产量不高。这与徐庆章提出的小群体情况下,增源或增库均使产量提高的结论相同。但是当花后平均 LAI 过大或群体粒数过多时,增加其中一方均导致减产,说明由于群体源库数量过大,个体与群体之间的矛盾增加,个体源减小导致个体库减小的幅度超过群体库增加的幅度,最终导致产量的降低,

这与徐庆章提出的大群体情况下要保源增库才能提高产量相悖,但他的观点是针对叶片早衰现象^[24]。我们的试验是在施肥水平很高、产量水平也很高的情况下得到的,而且利用活秆成熟品种,所以结论不完全相同,但基本点一致,即通过栽培措施调整玉米的源库关系,在较高源库水平上使两者的平衡保持在(或恢复到)适宜的范围,从而获得高产。凌碧莹等利用高产晚熟紧凑型品种 3119 在高施肥水平高密度下得到剪叶增产的结论^[29]。周凤兰等提出在生长过旺的超高产田中,施用生长延缓剂“壮丰灵”可以降低株高,减少穗位以上的叶面积,并减小茎叶夹角,从而适当抑制营养生长,促进生殖生长,增加产量^[30]。实质都是在群体源库水平较高时,改善群体结构,调节库源比,增加对光能的转化,这一结果也反证了在大群体高产栽培条件下,过分增源只能减产的结论。

在玉米源库关系研究中,前人多以剪叶剪穗为处理手段,此外还有减少光照、大小群体、同位素以及生长调节剂处理等方法。近年来国内研究多以剪叶剪穗为主,结合肥力密度处理较少,而从生产角度考虑,利用氮、磷、钾和密度处理可能对指导生产更为有利。我们认为剪叶剪穗在研究品种特性方面方法比较简便,但应重视由于部分器官减除后产生的补偿,而肥料密度处理在研究产量形成方面更为恰当。特别是多因素试验,不仅能够解释试验结果,而且还可以进行预测,提供试验中未直接得到的结论。在源库性状与产量关系的研究中,采取多元回归分析方法,可以更深入分析对产量的影响^[31],但必须建立在生物学基础之上。要认识到开花前源的作用:一是构造营养体,二是构造库结构,三是积累光合产物在临时库中以备花后向子粒转移。而在开花后:一是减少库容量的下降,二是积累备用光合产物(源大于库时),三是向库提供光合产物充实库容(库超过源时)。库对源的能力大小有影响,库大可夺取光合产物(严重时导致叶片早衰),库小可限制光合产物输送和形成(降低叶片光合能力)。源性状是通过库性状对产量产生影响,而库性状对源性状有反馈作用。因此,在分析源库性状时,以源性状为自变量,而库性状为因变量,分析源性状对库性状的影响,并通过库性状对最终产量产生影响。我们的试验结果显示,不同生育期的源性状大小(LA、LAI、LAD)对不同库性状(穗粒数、群体粒数、粒重)的影响不同,高产的关键是调节两者的关系,使之处于适宜的比例。不施肥情况下,DH808 的适宜库源比为 0.083,在施肥条件下,适宜的库源比为 0.106。当产量在极低水平到

高产水平之间变化时,群体源库水平提高,其中库的增加幅度超过源的增加幅度,库源比与产量间是正相关关系,但是在高产阶段,产量与库源比间相关不显著甚至是负相关关系,说明库源比是动态变化的。源库平衡是一种动态变化的相对平衡,是通过栽培措施对玉米源库关系进行有针对性人为调控的基础^[29]。

前人指出,玉米产量的进一步增加依靠提高光合速率^[32],玉米的源性状由重视数量向重视质量转变^[33]。我们的研究表明,在高产再高产阶段(单产 8.8 t ~ 12.6 t/hm²),花后光合势起重要作用,对产量的直接通径系数为 0.910,大大超过净同化率的贡献。因此,我们认为,源的数量潜力还很大。尤其是通过对本研究所获得数学模型的分析,利用肥料密度调控建立合理的源性状时空分布,即花后总光合势大(280.6 万 m²·d/hm²),但最大 LAI 不应过高(在本试验条件下为 5.62),灌浆后期叶片不早衰,光能利用率高,可以进一步提高群体粒数(5 320 粒 /m²),是玉米再高产(提高到 14.2 t/hm²)的重要生理保证^[26]。

4 结 论

通过上述分析我们可以得出,源库均影响玉米的产量,在不同基因型间源库特性存在差异。而基因型的源库性状表达又受到环境条件的限制和栽培措施的调控。基因型与环境条件之间原有的平衡关系,因新品种引进和培育而打破,需要通过栽培措施调节环境条件,以满足品种遗传潜力发挥的要求,即通过栽培措施调节源库关系以及协调个体与群体矛盾,从而在基因型与环境条件间建立新的平衡关系。栽培措施通过调节源库的大小对产量产生影响,在一般生产条件下增源或增库均能提高玉米的产量,当源库水平提高后(如群体增大),确定最适宜的密度,建立源性状合理的时空分布最为关键,如果营养(包括无机营养和有机营养)不能满足玉米的要求,库对光合产物及叶片中氮素的竞争导致早衰出现,因此必须保源增产,但是如果肥力等因素可以满足其需求并出现群体过大,适当减源(如使用植物生长延缓剂或剪叶等)以调控群体结构才能获得高产。叶片是玉米截获光能和转化光能的重要器官,是冠层结构的最重要组成,其同化产物是产量形成的物质基础,根系是提供养分和水分的主要器官,如何调节叶源和根源十分重要,通过对源的调控是玉米增产的关键所在。

可以认为,产量形成过程中,产量的提高和潜力的发挥是作物与环境相互作用的调节过程,表现在源库平衡关系中,源是主导因素,源充足时,库大,源

不足时,库小,库随源的变化进行调整,达到源库新的平衡。因此,源库不平衡是绝对的,平衡是相对的。在作物生产过程中,人类在掌握源库动态平衡规律的基础上,根据品种遗传特性与所在环境条件,通过栽培措施调控作物群体生长、器官形成与发育、产量形成过程中个体与群体的关系。

黑龙江省地处北方寒地,玉米产量更多地受源的供应能力限制,这不仅是指原有品种的特点,更重要的是因为源的大小决定库的大小。因此,在育种工作中不仅要重视库性状的选择,更要重视对源性状的选择,培育源供应能力强、活秆成熟、株型紧凑适于密植的品种。在栽培上,由于辐射充足,雨热同季,因此通过肥料、密度调节,建立合理的源性状时空分布和适宜的库源比是获得高产的重要途径。

参考文献:

- [1] Evans L T. The physiological basis of crop yield. In Evans LT.(ed). Crop physiology. Cambridge Univ. Pres, 1975.
- [2] 曹显祖,等. 水稻品种的库源特征及其类型划分的研究[J]. 作物学报,1987,13(4):265-271.
- [3] 凌启鸿,等. 水稻群体粒叶比与高产栽培途径的研究[J]. 中国农业科学,1986,19(3):1-8.
- [4] 荣湘民,等. 水稻的源库关系及碳氮代谢的研究进展[J]. 中国水稻科学,1998,(增刊):63-69.
- [5] 王夫玉,等. 水稻群体源库特征及高产栽培策略研究[J]. 中国农业科学,1997,30(5):26-33.
- [6] 赵强基,等. 水稻超高产栽培的双层源库关系的研究[J]. 中国水稻科学,1995,9(4):205-210.
- [7] 赵全志,等. 水稻穗颈节伤流势与源库质量的关系研究[J]. 中国农业科学,1999,32(6):104-106.
- [8] 郑 华,等. 水稻源库关系研究现状与展望[J]. 作物研究,2000,(3):37-44.
- [9] 黄育民,等. 我国水稻品种改良过程库源特征的变化[J]. 福建农业大学学报,1998,27(3):271-278.
- [10] 高松洁,等. 不同源库型小麦品种穗粒重的形成[J]. 河南职业技术学院学报,2000,28(4):4-7.
- [11] 郭文善,等. 小麦开花后源库关系分析[J]. 作物学报,1995,21(3):334-340.
- [12] 满为群,等. 大豆高光效种质与高产品种源库平衡研究[J]. 中国油料,1995,17(2):8-12.
- [13] 傅金民,等. 大豆产量形成期光合速率和库源调节效应[J]. 中国

油料作物学报,1998,20(1):51-56.

- [14] 陈德华,等. 棉花群体叶面积载荷量与产量关系及对源的调节效应研究[J]. 棉花学报,1996,8(2):109-112.
- [15] 纪从亮,等. 棉花高产品种的源库流特点研究[J]. 棉花学报,2000,12(6):298-301.
- [16] Abd-el-gawad A A, et al. Effect of source capacity on yield and yield attributes of maize. Arab Universities Journal of Agricultural Sciences, 1998, 6(2): 423-436.
- [17] Rajcan I. Source: sink ratio and leaf senescence in maize: I. Dry matter accumulation and partitioning during grain filling. Field Crops Research, 1999, 60: 245-253.
- [18] Daynard T B, et al. Contribution of stalk soluble carbohydrates to grain yield in corn (*Zea mays* L.) Crop Sci., 1969, 9: 831-834.
- [19] 山东省农业科学院玉米研究所. 玉米生理[M]. 北京:农业出版社,1987.
- [20] Barnett K H, et al. Source-sink ratio alteration and its effect on physiological parameters in maize. Crop Sci., 1983, 23: 294-299.
- [21] Uhart, et al. Source-sink relationship in maize grown in a cool temperate area. Agronomy, 1991, 11: 863-875.
- [22] 陈国平,等. 玉米源库关系的研究[J]. 玉米科学,1998,6(4):36-38.
- [23] 曹靖生. 玉米不同株型结构源库关系研究[A]. 北京:全国首届青年农学学术年会论文集[C]. 北京:中国科技出版社,1992. 173-178.
- [24] 徐庆章,等. 玉米增库保源及增穗保叶高产栽培理论与实践[J]. 玉米科学,1994,2(2):27-29.
- [25] 尹枝瑞. 吉林省玉米超高产田的理论基础与技术关键[J]. 华北农学报,2000,15(增刊):196-200.
- [26] 李 明. 寒地高产玉米产量及品质形成调控规律研究[D]. 东北农业大学博士论文,2002.
- [27] Tollenaar M. Radiation use efficiency of an old and a new maize hybrid. Agron. J., 1992, 84: 536-541.
- [28] 胡昌浩,等. 我国不同年代玉米品种生育特性演进规律研究 II. 物质生产特性的演进[J]. 玉米科学,1998,6(3):49-53.
- [29] 凌碧莹,等. 春玉米超高产群体源库关系研究[J]. 华北农学报,2000,(增刊):71-77.
- [30] 周凤兰,等. 玉米化控综合高产技术探讨[J]. 玉米科学,1998,6(1):46-48.
- [31] 李少昆. 关于提高玉米生产力的探讨——论玉米源质量性状的研究[A]. 全国第五届玉米栽培学术研讨会论文集[C]. 1995.
- [32] 陈国平,等. 玉米干物质生产与分配[J]. 玉米科学,1994,2(1):48-53.
- [33] 赵 明,等. 论作物源的数量、质量关系及其类型划分[J]. 中国农业大学学报,1998,3(3):53-58.