

文章编号: 1005-0906(2008)03-0047-04

玉米理想株型育种的研究进展与展望

王元东, 段民孝, 邢锦丰, 王继东, 张春原, 张雪原, 赵久然

(北京市农林科学院玉米研究中心, 北京 100097)

摘要: 以耐密植为目标的理想株型育种是快速提高玉米产量潜力的重要途径之一。综述了玉米理想株型的概念、株型主要形态性状构成因子及其遗传规律。讨论了未来理想株型育种注意的几个问题。

关键词: 玉米; 理想株型; 育种

中图分类号: S513.024

文献标识码: A

Progress and Prospect in Ideal Plant Type Breeding in Maize

WANG Yuan-dong, DUAN Min-xiao, XING Jin-feng, ZHAO Jiu-ran, et al.

(Beijing Academy of Agricultural & Forestry Sciences, Beijing 100097, China)

Abstract: Ideal plant type breeding in maize with an aim to improve high planted density tolerance is one of the important ways to increase yield potential rapidly. The author reviewed the major findings of maize ideal plant type breeding, including the concept of ideal plant type, the morphological components of plant type and their heredity. Some problems and strategy for ideal plant type breeding were discussed.

Key words: Maize; Ideal plant type; Breeding

玉米株型改良对提高单产具有重要的作用。1968年, 澳大利亚学者 Donald C.M. 首次提出了作物理想株型(Ideotype)的概念, 认为理想株型是由影响作物光合作用、生长发育和子粒产量的性状所组成, 能最大限度的提高光能利用率, 增加生物学产量和提高经济系数^[1]。有关作物理想株型方面的研究逐渐引起各国育种者的重视。刘纪麟^[2]认为株型这一综合性状可使玉米品种的植株和群体具有较高的绿叶面积和较高的光合效率, 是保证获得高产和优质的条件。顾慰连^[3]认为, 玉米的株型决定其受光能力、固氮能力、抗逆能力, 进而决定其生物产量和经济产量, 并总结了国内外玉米株型育种研究的发展历史, 归纳为几何形态株型育种、生理形态株型育种和杂种优势利用与生理形态相结合株型育种 3 个阶段。赵久然^[4]认为超

级玉米的理想株型是紧凑型、小雄穗、开叶距、茎秆低穗位、大根系。以掖单号品种为代表紧凑型玉米品种和郑单 958 为我国玉米育种竞争力和产量潜力大幅度提高发挥了重要作用。玉米是典型的 C₄ 作物, 从玉米理想株型育种角度分析, 株型育种的潜力还没有完全挖掘出来^[5]。

近年来, 国内学者提出的超级玉米的设想。研究分析认为, 以耐密植为目标的理想株型的创造是实现玉米超高产的主要方面, 进一步强调了理想株型育种在提高群体光能利用及协调群体和个体矛盾的重要性^[6]。随着以先玉 335 等新的种质资源的出现, 育种材料优良株型基因更加丰富, 育种者寄希望于在杂种优势基础上结合玉米理想株型的再创新, 实现新品种选育的又一次突破。本文讨论构成玉米理想株型的重要形态指标, 为理想株型育种提供借鉴。

1 玉米理想株型的主要性状

目前关于株型的研究包括植株的形态特征和空间排列方式以及与群体光能利用直接相关的生理生态方面的机能性状。一般而言, 育种者倾向于利用构成玉米株型的叶型、根型、茎型和穗型等比较容易操作的形态性状进行选择育种。通过对这

收稿日期: 2007-07-13

基金项目: 北京农业育种平台“超级玉米”项目(YZPT02)、北京市科技新星项目(2005B36)、北京市科委项目-玉米品种资源收集及新品种选育(D0705006040431)

作者简介: 王元东(1973-), 男, 硕士, 副研究员, 从事玉米育种研究。

赵久然为本文通讯作者, E-mail: jiuran@263.net

些形态性状的选择创造玉米理想株型,使作物在全生育期充分捕获和利用太阳能,达到最大限度提高产量的目的。

1.1 叶型

玉米的叶型由叶姿和叶形等因子构成。叶姿指群体叶片空间分布状态,可用叶夹角和叶向值等来衡量。叶夹角小为上冲,等同于紧凑型;反之为松散,等同于平展型。叶形包括叶片的长度、宽度和厚度等。玉米的叶夹角直接影响玉米群体冠层中透射光、间隙光和漏射光的合理分布,进而影响玉米冠层截光能力和群体光能利用率,最终影响产量,是玉米理想株型育种的重要直观形态指标参数。Trenbath 等^[7]总结了叶夹角与产量关系方面的研究结果,认为上冲叶片对产量是有益的。Nelson 和 Austin 等^[8]认为,株型增产的主要原因是与其群体冠层内光的合理分布有关,特别是玉米干物质积累的主要功能叶片是中部叶片,因而上部叶片上冲,中部叶片可处于较好的光照状态下,从而有利于干物质的生产。Duncan^[9]研究认为,叶夹角越小,截光能力越低,群体中下部光照越强,因而可以容纳更大群体。胡昌浩^[10]、赵明^[11]、刘绍棣^[12]等从不同角度研究了紧凑型玉米品种增产的原因。关于玉米理想株型的叶型,Mock^[13]认为,穗上叶直立和穗下叶中间型或平展型,同时强调在高密度种植条件下高效利用。刘绍棣^[12]认为玉米穗上叶叶角 $20^{\circ} \sim 25^{\circ}$ 、叶向值大于 45° 、穗位以下叶角在 40° 左右、全株叶向值大于 35° 以上较为理想。李登海^[14]认为玉米大喇叭口期以前的叶片是平展型,抽雄以后的株型要求穗下叶片较平展呈斜冲开张型,穗上叶片要求直立(穗位上叶 20° 、往上叶 $10^{\circ} \sim 15^{\circ}$)。

叶片的长度、宽度、厚度、叶色和叶脉的坚挺也影响叶型,是进而影响株型的直接因素。叶片宽大,尤其穗上部叶片宽大直接影响群体冠层光的分布。育种实践表明,穗上部叶片的长、宽、厚与雌穗苞叶的大小、厚薄密切相关,苞叶长、宽、厚则影响果穗成熟后期的脱水速度,因此穗上叶不宜过长、过宽和过厚。叶片叶脉坚挺可以增强叶片的直立性。

玉米理想株型中叶型共识认识,即穗上叶上冲,且较窄,有利于改善群体的光分布;穗下叶较平展宽大,能有效截获光能;叶片较厚,叶脉坚挺。

1.2 茎型

茎型包括茎秆的高度(株高、穗位高)、茎粗、

茎节间长短等主要因素。玉米株高和叶夹角一样,也影响光在群体冠层中的合理分布,是玉米理想株型育种的又一重要指标参数。合理的玉米植株高度能够防止倒伏,把叶片拉开合理层次,叶层间具有合理的间隙,具有良好的通透性,便于发挥间隙光的调节作用,有利于 CO_2 的合理分布。上世纪 50 ~ 60 年代,国内外曾一度利用 *br2* 隐性致矮基因,研究发现 *br2* 基因虽致矮,但并不减少茎节数,因此叶片紧密,层次无致,光能有效利用率低^[15]。顾慰连等研究认为,玉米的株高与子粒产量关系极为密切,相关系数为 0.872 9,在种植密度 50 000 ~ 53 000 株 / hm^2 条件下,生育后期株高每相差 10 cm,平均穗粒数减少 56.7 ~ 64.5 粒。但是株高达到一定高度又和玉米的茎倒和茎折等发生矛盾。张泽民^[16]研究认为穗位 / 株高影响杂交种的抗倒性效果显著,通过降低穗位,同样可以提高品种的抗倒性。李登海^[17]认为,选择中秆或中高秆较理想,同时增加多基因控制的致矮性性状,避免群体株高增加带来的倒伏危险。许多研究表明^[18],支持根发达、茎基部 3 个节间的平均长度在 3 cm 以下、茎粗系数(茎粗 / 株高 $\times 100\%$)在 45% 以下、合理的穗位系数(穗位 / 株高 $\times 100$),植株的抗倒伏能力较强。穗上部茎节间的拉开长短对理想株型来说也很重要。一般来讲,穗上部茎节拉开长短与雌穗苞叶节间长短有关,上部节间拉开较长,则苞叶节间较长,整个穗轴也较长,苞叶与苞叶之间的结合较疏松,有利于果穗后期的脱水。

株高作为玉米理想株型的关键指标,大部分育种者倾向于选择适于本地区株高的中高秆作为选择目标,具体株高高度随不同生态区有所不同,但是在此基础上,都应强调加大对茎粗、穗位、茎基部节间较短和穗上部茎节拉开等性状的选择。

1.3 穗型

玉米理想株型的穗型包括玉米雌穗和雄穗性状形态。在雌穗方面的研究主要集中在多穗、散粉抽丝间隔期(ASI)、抽丝快慢和集中与否等;在雄穗方面主要是雄穗大小、雄穗分枝数、花粉量大小等性状。

Mock 指出,多穗将是玉米理想株型的一个重要性状。Jampatong^[19]总结认为,在高密度条件下,多穗性状基因型抗空秆能力强。因此多穗性状是保证无空秆的重要基础。国内外研究表明,在高密度条件下 ASI 延长,因此要提高结实率(秃尖小)、降低空秆率还需对 ASI 短、雌穗抽丝速度快等性

状进行选择。

玉米的雄穗大小、分枝数多少也是玉米理想株型的一个重要性状。Duncan 研究认为,玉米雄穗对玉米的遮光最大可达 19%。Mock 指出,小雄穗能够减少雄穗对养分的竞争,从而避免养分不必要的消耗。此外大雄穗过多的花粉散落到上部叶片上变成黑霉点后影响光合作用。因此理想株型要注意对雄穗小等性状的选择,但也要考虑保证花粉量充足。

1.4 根型

发达的根系一方面增强玉米抗倒伏能力,同时也是对水、肥高效吸收利用最直接的形态指标。研究发现,选择直立深扎的根系,其地上部分的叶片一般紧凑直立,因此有利于理想株型的形成。余先驹等^[20]发现,玉米的根总条数与玉米的茎粗呈显著正相关。顾慰连认为,玉米理想株型设计对根的要求是根系系统根层数多、根量大、根吸收水肥能力强、根生长速度快。由于玉米根系在土体内的大小、数量和直立、水平等分布状态时刻影响着玉米地上部分的发育,因此加强根系的选择和鉴定在很大程度上就是对地上部分玉米株型的选择。

国内外许多学者对玉米理想株型的基本达成共识,即①茎秆高度中秆、中高秆,粗壮坚韧,茎基部节间较短,穗上部茎节拉开;②穗上叶上冲且较窄,穗下叶较平展宽大,叶片较厚,叶脉坚挺;③多穗,ASI 值小,抽丝快而集中,雄穗小、雄穗分枝数少、花粉量充足;④根层数多、根量大、根直立。

2 玉米理想株型主要性状的遗传与选择

重视和研究玉米理想株型主要性状的遗传规律,可以提高株型育种选择效率。由于不同研究者所用的材料不同,基因效应的分析方法不同,环境条件不一致,因此影响株型的主要性状的遗传规律不尽一致,有些结论甚至完全相反。多数学者^[21~25]研究得出,株高、穗位、叶夹角、叶向值、茎粗、雄穗主轴长度、雄穗分枝数、根层数、根重等性状的遗传存在加性和显性效应,甚至还存在上位性效应,以加性效应为主。狭义和广义遗传力都比较高,在早代 S1 或 S2 可根据表型直接选择或轮回选择。

玉米株型主要性状在 F_1 代的遗传表现。章履孝总结认为, F_1 的植株高度的超亲范围在 20 ~ 50 cm;穗位高也有超亲表现,超过范围在 40 cm 左

右; F_1 叶夹角的表现偏母本遗传,即用叶夹角比较小的亲本作为母本, F_1 的叶片较上冲直立。

3 玉米理想株型育种策略与展望

近年来国外一系列研究表明,近几十年玉米产量的不断提高与杂种优势利用提高无直接关系,玉米品种的耐密植能力的提高是玉米产量增加的主要原因^[26]。上世纪 80 年代末,李登海通过加强玉米紧凑型理想株型育种,实现了种植密度和高密度条件下的单株粒重的突破,玉米种植密度平均增加了 15 000 ~ 22 500 株 / hm^2 ,选育出的品种耐密植能力大大增强。赵久然^[27]认为,在黄淮海夏播区、东华北春播区以及西北灌溉区等土壤肥力和灌溉条件较好地区,种植密度可以再提高 7 500 ~ 15 000 株 / hm^2 ,可显著提高玉米单产 50 ~ 100 kg/ hm^2 ,在西南等地区,也可适当增加密度起到增产作用。因此,通过对玉米理想株型的进一步研究和育种设计,选育出更耐密植优良品种具有重要现实意义。

3.1 加强种质资源的研究,丰富玉米理想株型遗传基础和杂交模式

我国玉米种质有 5 大基本类群,即以黄早 4 为代表的塘四平头杂种优势群、以 Mo17 为代表的兰卡斯特类群、以掖 478 为代表的瑞得类群、以丹 340 为代表旅大红骨类群、以齐 319 为代表的 P 群。它们在株型上各有特点。塘四平头杂种优势群的种质株型紧凑、叶片直立,中秆,其它综合农艺性状优良;兰卡斯特类群株型平展或半紧凑,中秆或中高秆,节间拉开,叶片层次拉开合理,雄穗分枝数目少,茎秆坚韧粗壮,根系发达;瑞得类群株型紧凑、茎秆坚韧粗壮,中秆或中矮秆,根系发达;P 群株型半紧凑、茎秆坚韧粗壮,中高秆,根系发达,抗逆性强;旅大红骨类群株型较平展,茎秆粗壮,中高秆。株型较为理想的组配模式有:塘四平头 $\times$ 兰卡斯特,代表品种黄 417 (黄早 4 $\times$ Mo17);塘四平头 $\times$ 瑞得,代表品种郑单 958 (郑 58 $\times$ 昌 7-2);兰卡斯特 $\times$ 瑞得,代表品种先玉 335 (PH6WC $\times$ PH4VC);瑞得 $\times$ 旅大红骨,代表品种掖单 13 (478 $\times$ 丹 340);P 群 $\times$ 塘四平头,代表品种鲁单 981 (齐 319 $\times$ Lx9801);P 群 $\times$ 瑞得,代表品种农大 108 (x178 $\times$ 黄 C) 等。其中以塘四平头 $\times$ 瑞得模式组配出的组合早熟、中秆、清秀紧凑、耐密、中大穗、雌雄协调、抽丝快而集中、茎秆坚韧抗倒、根系发达。该模式累积了众多优良株型基因,

是目前我国最重要的组配模式。近年美国先锋在中国审定推广的先玉 335 提供了优良株型基因。其中穗上部节间较为拉开、小雄穗、茎秆坚韧、根系发达等遗传背景较为鲜明。先玉 335 可以通过直接自交选择,选育出株型理想的自交系和国内旅大红骨类群塘四平头类群组配;另外可以通过回交转育手段将先玉 335 优良株型基因逐步转育到我国骨干瑞得系郑 58 和兰卡斯特系 Mo17 等系上,进一步完善我国骨干系的理想株型遗传基础。

3.2 重视在大群体、高密度、强胁迫、严选择条件下对玉米理想株型的选择

玉米理想株型不仅包括众多的形态性状,还有许多重要的生理机能性状。在普通密度群体选择条件下难以比较准确完成对株型这一综合性状的选择。在大群体高密度环境下,可以创造出逆境条件,加大对群体中最优良个体株型的选择,在授粉之前可以淘汰掉空秆、雌雄不协调株、吐丝慢不集中植株;授粉后淘汰果穗结实不理想单株、茎秆和根强度差等单株。通过大群体高密度,优良叶型基因、根系基因、茎秆发育基因以及高效利用光能等生理形态基因能更有效的选择累积到一起。章履孝认为,通过加大选择压群体中选出的后代,回到正常密度一般不易丧失其原有的株型特点。

3.3 理想株型育种与配合力选择和抗性选择相结合

理想株型育种是在高密度种植条件下通过影响群体光能合理分配对产量起作用,是影响产量的间接性状,对高产的选择还应强调与产量直接相关的配合力选择。此外,对玉米优质和抗性的选择也很重要。只有这样,理想株型育种才有实际意义。

参考文献:

- [1] Donald C M. The breeding of crop ideotypes[J]. Euphytica, 1968, 17: 385-403.
- [2] 顾慰连,等. 顾慰连论文选集[M]. 辽宁科技出版社, 1992.
- [3] 赵久然. 超级玉米指标及选育模式[J]. 玉米科学, 2005, 13(1): 3-4, 9.
- [4] 章履孝. 玉米的理想株型育种[J]. 江苏农业学报, 1991, 7(1): 45-48.
- [5] 赵久然,等. 对“超级玉米”育种目标及技术路线的认识与思考[C]. 中国玉米品种科技论坛, 中国农业科学技术出版社, 2007: 53-57.

- [6] Trembath B R, et al. Leaf inclination and crop production[J]. Field Crop Abs., 28: 231-244.
- [7] Austin R B, et al. Genetic variation in photosynthesis(Review)[J]. Agric Sci., 1989, 112:287-294.
- [8] Duncan W G, et al. Net photosynthetic rate, relative, leaf growth rate and leaf numbers of 22 races of maize grown eight temperature [J]. Crop Sci., 1968, 8: 670-674.
- [9] 胡昌浩,等. 高产夏玉米群体光合速率与产量关系研究[J]. 作物学报, 1993, (1): 63-69.
- [10] 赵明. 玉米群体光合模拟研究[A]. 中国农业大学博士论文, 1991.
- [11] 刘绍棣,等. 紧凑型玉米株型及生理特性研究[J]. 华北农学报, 1990, 5(3): 20-27.
- [12] Mock J J, Pearce R B. Ideotype of maize[J]. Euphytica, 1975, 24 (3): 613-623.
- [13] 李登海. 玉米株型在育种中的作用 I 株型的增产效果[J]. 山东农业科学, 1992(3): 4-8.
- [14] 于洪飞,等. 玉米理想株型育种生理形态研究概况[J]. 玉米科学, 1995, 3(1): 12-17.
- [15] 张泽民,等. 玉米株型对遗传增益的影响[J]. 遗传, 1997, 19 (2): 31-34.
- [16] 李登海,等. 育种与栽培相结合, 紧凑型玉米创高产[J]. 玉米科学, 2004, 12(1): 69-71.
- [17] 佟屏亚. 中国玉米科技史[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [18] Jampatong S, et al. Effect of one- and two-eared selection on stalk strength and other characters in maize[J]. Crop Sci., 2000, 40(3): 605-611.
- [19] 余先驹,等. 玉米根性状遗传初步分析[J]. 西南农业学报, 2004, 17(4): 426-429.
- [20] 霍仕平,等. 玉米主要株型数量性状的基因效应分析[J]. 玉米科学, 2001, 9(1): 12-15.
- [21] 王秀全,等. 玉米株型育种亲本选配的遗传规律研究[J]. 西南农业学报, 2000, 13(1): 50-54.
- [22] 王克胜,等. 玉米株型性状的遗传表达和自交系与杂交种的聚类分析[J]. 北京农业大学学报, 1993, 19(3): 19-27.
- [23] 许明陆,等. 两种方法对玉米几个株型性状遗传效应的比较分析[J]. 杂粮作物, 2002, 22(3): 125-128.
- [24] 王雅萍,等. 玉米自交系株型和产量性状的关系及其利用研究[J]. 玉米科学, 2004, 12(3): 47-49.
- [25] Duvick D N. Heterosis: Feeding people and protecting natural resources[C]. The genetics and Exploration of Heterosis in Crop. CIMMYT, 1997.
- [26] 赵久然,等. 我国玉米科研和生产中若干问题的探讨[J]. 中国玉米品种科技论坛, 中国农业科学技术出版社, 2007: 46-48.

(责任编辑:朱玉芹)