

玉米灌浆期籽粒脱水速率的研究进展(综述)

霍仕平

(四川万县地区农科所, 万县 634006)

摘要 在高纬或高海拔地区,成熟玉米收获的籽粒含水量是决定玉米能否安全采收的一项重要农艺性状。欧美玉米育种家和植物生理学家近百年的研究结果表明,玉米生理成熟后籽粒脱水速率决定收获时籽粒含水量,脱水速率品种间有差异,在遗传上主要表现为加性效应,是高度遗传的;高温干旱和肥水供应不足,以及减少植株绿色叶面积的行为,都可能加快籽粒脱水速率;植株形态特征、农艺特性和籽粒油分与脱水速率有关,通过田间对某些相关性状,特别是生理成熟时果穗和籽粒含水量的直接选择,便可有效地改变籽粒脱水速率,从而得到高产而籽粒脱水速率较快的材料或品系。

关键词 玉米 籽粒 含水量 籽粒脱水速率 灌浆期

玉米收获时籽粒含水量高低直接影响收获后籽粒的干燥时间和品质,在一些纬度或海拔较高的地区,由于秋后气温迅速下降,雨水偏多,日照减少,造成低温、多湿、寡照的气候环境,籽粒水分太高就更难自然干燥,甚至引起籽粒霉变,降低商用品质,即使有人工干燥的条件(如电热鼓风干燥),也会因籽粒含水量太高而延长干燥时间,耗费更多的人力、物力和财力。所以,成熟玉米收获时籽粒含水量是玉米能否安全采收的一项重要农艺性状。早在本世纪初,就有玉米品种晚熟与收获时籽粒含水量较高有关的报道^[23],在此后的半个多世纪里,欧美玉米育种家和植物生理学家们对玉米灌浆期籽粒脱水速率与收获时籽粒含水量和脱水速率与遗传、环境、品种形态特征及农艺特性的关系产生了浓厚兴趣,并做了许多详细的研究,试图从中找到与收获时籽粒含水量有关的答案。现就这一研究领域的重要报道和研究成果综述于后,供同行们借鉴和参考。

1 籽粒脱水速率与遗传

Mark^[22]认为,玉米生理成熟时籽粒干物质积累达最大值,在此后的一段时间内,粒重不再增加,而水分迅速散失,这一阶段的籽粒

脱水速率决定收获时籽粒含水量^[17]。Miller等^[23]首次发现,晚熟玉米品种收获时籽粒含水量较高,并报道白色胚乳玉米品种一般表现晚熟,这一现象以后被Owen等^[32]的研究所证实。十多年后,Shaw等^[37]报道,晚熟品种生理成熟时籽粒含水量比早熟种高。Ordas^[31]在研究美国玉米与西班牙玉米杂交的杂种优势时发现,同期到达生理成熟的西班牙玉米收获时籽粒含水量(平均22.1%)始终比美国玉米带玉米(平均20%)高。Crane等^[6]研究了许多杂交种生理成熟后,籽粒在强空气干燥器和大田中的脱水速率发现,品种间有差异。Hallauer等^[12]认为,速干品种是从生理成熟到收获时的籽粒脱水速率较快,并报道自交系B14和Oh45抽丝后同时到达生理成熟,但收获时B14籽粒含水量较高,Oh45较低,表明Oh45籽粒脱水速率比B14快,这种差异在杂交后代中同样能得到表现。Purdy等^[35]、Hillson等^[14]和Nass等^[28]的研究进一步证实生理成熟后,籽粒脱水速率品种间有明显差异,这种差异是可以遗传的。Zuber等^[39]在研究胚乳色泽与收获

华中农业大学刘纪麟教授、四川农业大学赖仲铭教授对本文进行了审阅和修改,在此一并致谢。

时籽粒含水量的关系时,鉴定了 Wf9×Mo22 的 F₂ 代和回交后代胚乳色泽的分离表现,发现白色胚乳玉米收获时籽粒含水量的分离明显大于黄色胚乳玉米。Neuffer 等^[30]报道,玉米黄、白胚乳受一对基因(YY 纯黄、Yy 杂黄、yy 纯白)控制,白色胚乳玉米(yy 基因型)收获时籽粒含水量明显高于同期到达生理成熟的黄色胚乳玉米。Kang 等^[19]的研究也获得类似结果,但尚不清楚 y 基因是否对籽粒含水量有作用。Cross^[7]在对综合群体 NDSG 进行降低收获时籽粒含水量的双向选择(即室内人工控制条件下进行快速脱水与缓慢脱水;生理成熟时,在田间选择籽粒含水量高和低的品种,观察其自然脱水速率。分别简记为 FD 和 SD;HM 和 LM)时推测基因对生理成熟时籽粒含水量可能有影响。Misevic 等^[26]的研究表明,含油率高的玉米品种生理成熟后籽粒脱水速率较慢是由于控制含油率的基因多效性的结果。Kang 等^[20]进一步研究表明,受 Y 位点控制的胚乳色泽对收获时籽粒含水量有明显效应。有研究^[2]认为,果穗苞叶干燥速率与籽粒脱水速率有联系,基因型间差异明显,苞叶干燥速率的 GCA 为极显著的正向效应,其遗传主要为加性效应,部分为显性效应。克柳克等^[1]测定了 80 个自交系和 72 个杂交种生理成熟后籽粒脱水速率的一般配合力(GCA),表明 GCA 效应是相当稳定的,脱水速率的狭义遗传力为 77% 左右,说明脱水速率主要受加性效应基因控制,是高度遗传的。

2 籽粒脱水速率与环境

有研究表明^[1],玉米收获时籽粒含水量不同是由于生理成熟时籽粒含水量不同和生理成熟后籽粒脱水速率不同造成的。Brooking^[4]研究了不同杂交种在不同播期条件下籽粒有效灌浆期、含水量和生理成熟与籽粒脱水速率的关系发现,生理成熟前籽粒就有脱水现象,但这种脱水与籽粒灌浆的水分吸收相平衡,因而无净脱水发生,是在发育控制

下进行内在过程,环境对该过程的脱水速率无明显影响;生理成熟后,籽粒脱水速率与空气湿度、温度、日辐射、风速和降雨有关,与环境水分的饱和和亏缺高度相关。

Quater 等^[32]对双杂交种 DRA400 抽丝后进行控水处理发现,即使叶片严重脱水,但籽粒水分无明显变化,表明籽粒和叶片间无水压关系。Mark^[22]研究了玉米生理成熟前和成熟后籽粒水势与叶片水势的关系发现,生理成熟前,籽粒水势一直相当稳定,较叶片水势低 0.4~0.9 MPa,且基本不受空气条件的左右;生理成熟后,由于籽粒含水量下降,矩阵力较大,籽粒水势易受空气条件影响,与籽粒含水量[PM(%)]间的关系为 $PM = 23.7\psi_w^{-1.16}$ (籽粒水势) + 20, $r^2 = 0.83$ 。

Schmidt 等^[30]发现,生理成熟后籽粒含水量等于或高于 30% 时,脱水速率与空气温度有关,低于 30% 时,脱水速率与空气相对湿度有关。Troyer 等^[38]和 Hichs 等^[13]研究发现,生长在逆境条件下的玉米,如缺肥、缺水或渍水等导致植株早衰,便加快生理成熟后的籽粒脱水速率。Hicks 等^[13]的研究还表明,生理成熟后,人为进行植株去叶或其它减少绿色叶面积的行为(如机械损伤、病虫、牲畜危害等)都加快籽粒脱水速率。Kang 等^[19]在研究黄、白胚乳玉米生理成熟后籽粒脱水速率时发现,果穗苞叶含水量直接影响籽粒脱水速率,与收获时籽粒含水量呈显著正相关。

Kang 等^[21]研究了玉米灌浆期籽粒脱水速率与灌浆速率的关系时指出,灌浆速率增大会加快籽粒脱水速率,从而降低收获时籽粒含水量;灌浆期延长,籽粒脱水速率较慢,收获时籽粒含水量较高,二者呈极显著正相关, $r = 0.27^{**}$ 。Hunter^[16]观察生长在 20℃ 和 30℃ 温室条件下的玉米发现,低温延长籽粒灌浆期,这与 Jones 等^[18]在 15℃ 和 30℃ 下进行籽粒离体培养发现高温缩短籽粒灌浆期的研究结果是一致的。Muchow^[28]观察生长在田间的玉米,当日平均气温由 25℃ 增加到 32℃ 时,随日均温增高,籽粒灌浆速率加快,

有效灌浆期缩短,进一步证实了 Hunter 和 Jones 等的研究结论。由此可以认为,高温加快籽粒灌浆速率,缩短籽粒有效灌浆期,以利籽粒快速脱水。

3 籽粒脱水速率与品种形态特征和农艺特性

Zuber 等^[39]提出,苞叶厚度是影响玉米籽粒脱水速率的重要因素。Crane 等^[6]研究发现,玉米生理成熟后籽粒脱水速率与果皮透性、苞叶和果柄长短、籽粒形状和大小有关,果皮透性好和短苞叶利于籽粒快速脱水。Purdy 等^[34]认为,籽粒脱水速率受果皮物理结构的影响,这似乎与果皮透性影响脱水速率的结果是一致的。Hicks 等^[13]发现,苞叶松散程度影响籽粒脱水速率。Kang 等^[19]指出,苞叶水分与收获时籽粒含水量呈显著正相关,后来他又提出^[21],灌浆期苞叶重与收获时籽粒含水率(%)相关极显著, $r=0.23^{**}$,并推测可能是较重的苞叶降低了籽粒水分的物理消耗。克柳克等^[1]证实了增加苞叶数或苞叶重,会降低籽粒脱水速率。Cavalieri 等^[5]对以前报道的影响籽粒脱水速率的许多性状进行相关研究发现,黑色层含水量和苞叶枯死速率与籽粒脱水速率呈显著负相关。Cross^[9]在研究早熟玉米叶片伸展速率与籽粒产量的关系时发现,前期叶片伸展速率低的亲本及杂交种,灌浆后期籽粒脱水速率较慢。

Troyer 等^[38]在研究不同单交种的籽粒干燥速率时发现,硬粒杂交种比马齿型杂交种籽粒脱水速率更快, Hunter 等^[15]的研究证实了这一结果。他还指出,这种差异在灌浆后期整个脱水阶段是很稳定的。Miller 等^[23]和 Owen 等^[33]先后报道,晚熟玉米品种收获时籽粒含水量较高,白色胚乳玉米一般表现晚熟。Kang 等^[19,20]和 Neuffer 等^[30]进一步证实,白色胚乳玉米籽粒脱水速率较慢。Sung 发现,同期开花而籽粒含油率不同的品种,收获时籽粒含水量不同,含油 7% 的品种含水

量显著高于含油 4.5% 的品种。Curtis 等^[10]指出,高油和标油(4.5%)玉米品种间主要差别在胚芽/胚乳比率不同,高油品种籽粒胚芽明显增大,从而使籽粒含水量增高。Misevic 等^[25,26]研究了含油 5%、7% 和 9% 的杂交种生理成熟时籽粒含水量和生理成熟后籽粒脱水速率,表明随含油率增加,生理成熟后籽粒脱水速率下降,收获时籽粒含水量呈线性增加。他们进一步研究发现,高油品种生理成熟后籽粒脱水速率较慢的原因是由于含油率增高,控制含油率的基因多效性的结果。

Purdy 等^[34]指出,较小的果穗有利于加快生理成熟后籽粒脱水速率。Mathre 等^[3]认为,玉米生理成熟后籽粒脱水速率受果穗成熟度、果穗直径、每行粒数和生理成熟时含水量等因素的影响。Misevic 等^[27]发现,籽粒脱水速率与果穗长呈显著或极显著相关,但品种间有差异。Guillermo 等^[11]通过相关分析发现,生理成熟时籽粒含水量与穗位高、散粉时间、根倒伏呈显著或极显著正相关。克柳克等^[1]认为,生理成熟后籽粒脱水速率与千粒重、穗直径和穗轴粗有关。这与 Mathre 等^[3]的研究结果有相似之处。

4 籽粒脱水速率与育种选择

为了培育生理成熟后籽粒脱水速率较快,收获时含水量较低的快干品种,欧美玉米育种家做了大量的研究工作和育种尝试。Curtis 等^[10]通过籽粒高含油率选择使胚芽增大,结果导致收获时含水量增加。Miller 等^[24]对玉米籽粒含油率进行轮回选择时,使收获时含水量增高,其线性回归斜率为每轮 0.27%~0.50%,并指出含水量增高是灌浆期延长和生理成熟后籽粒脱水速率较慢的结果。Misevic 等^[25]采用改良轮回选择法进行 24 轮高含油率选择,结果使籽粒脱水速率下降,收获时籽粒含水量随含油率提高呈线性增加,平均每轮递增 0.15%,他以后的研究^[27]证实了这一结果。Cross^[7]在综合群体——NDSG 内对籽粒脱水速率进行双向选

择。结果表明,在田间选择生理成熟时籽粒含水量较低的品种,能有效地改变籽粒脱水速率,暗示在生理成熟或接近生理成熟时籽粒含水量的田间直接选择可能是加快籽粒脱水速率,降低收获时籽粒含水量比较有效的选择方法;后来他与人合作采用此法又对4个群体进行了两轮选择,结果有效地提高了籽粒脱水速率,降低收获时籽粒含水量,平均每轮降低水分6.73克/公斤。Mathre^[3]对早熟综合种NDSG进行混合选择,证明选择有效地提高了NDSG籽粒脱水速率,肯定了以前关于收获时籽粒含水量是受生理成熟后籽粒脱水速率影响的研究结论。

克柳克等^[1]认为,选择生理成熟后籽粒脱水速率较快的材料,对培育快干杂交种或自交系是十分有效的。他强调选择果穗长而不粗、行数多而轴直径较小且粒深较大的基因型是提高籽粒脱水速率,降低收获时籽粒含水量,培育高产快干杂交种的有效方法。Kang等^[20]认为,苞叶含水量GCA负向效应较大的亲本将有助于直接通过减少苞叶水分而间接降低收获时籽粒含水量。他推论影响籽粒色泽的Y基因可能对苞叶水分以外的所有性状有多效性,也可能是基因或基因组与Y基因紧密连锁,导致白色胚乳玉米晚熟和籽粒含水量较高,这一发现意味着从白色胚乳资源中选育出比黄色胚乳玉米籽粒脱水速率更快的杂交种是难的。他指出,在大量开放授粉的白色胚乳群体中,通过基因重组选育早熟而脱水速率较快的白色胚乳基因型是可能的。

Brooking^[4]强调指出,通过育种手段提高生理成熟后籽粒脱水速率的策略应重视籽粒灌浆期果穗的绝对含水量,也就是以湿重为基础的含水量表现。Guillermo等^[11]在对群体BS10和BS11的籽粒产量和收获时籽粒含水量及其它农艺性状进行8轮相互全姊妹选择后发现,随轮次增加,籽粒产量提高,收获时籽粒含水量随之下降,两群体平均每轮分别降低0.15%和0.20%,籽粒产量分别

提高23.6%和13.0%。Robert^[35]在对开放授粉群体Jarvis Golden Polific和单交种NC7×C121的F₂代籽粒产量进行16轮全姊妹家系选择后表明,随轮次增加,籽粒产量提高,平均每轮提高3.07%,但收获时籽粒含水量亦随之提高,这与Guillermo的研究结果有所不同。说明全姊妹轮回选择对提高生理成熟后籽粒脱水速率,降低收获时籽粒含水量是否有效,尚待进一步研究。

综上所述,欧美玉米育种家和植物生理学家半个多世纪的研究结果表明,玉米生理成熟时籽粒含水量和生理成熟后籽粒脱水速率决定收获时籽粒含水量,生理成熟时籽粒含水量和生理成熟后籽粒脱水速率基因型间有较大差异,这种差异是受基因支配的,在遗传上主要表现为加性效应,因而是高度遗传的。籽粒脱水在生理成熟前就已发生,但这种脱水被籽粒灌浆的水分吸收予以补偿,因而水势相当稳定,受环境的影响极小。然而从抽丝到生理成熟的时间受湿度的影响很大,高温加快籽粒灌浆速率,缩短籽粒有效灌浆期;生理成熟后,高温干旱和土壤缺肥、缺水,以及减少植株绿色叶面积的行为,都可能加快籽粒脱水速率,降低收获时籽粒含水量。

果穗苞叶长短、厚薄、数量或重量、松紧程度和含水量,籽粒类型、色泽、形状和大小、果皮透性、叶片伸展速率等形态特征,生育期、植株和穗位高度、果穗长短和大小、籽粒油分含量、生理成熟时籽粒含水量等农艺特性都直接或间接影响生理成熟后籽粒脱水速率。高含油率轮回选择势必导致籽粒脱水速率下降,收获时籽粒含水量增高。在大量的玉米育种材料(或群体)中,通过田间对某些相关性状特别是生理成熟时果穗和籽粒含水量的直接选择,便可有效地改变籽粒脱水速率,从而得到高产而籽粒脱水速率较快的材料或品系。

参 考 文 献

[1]刘玲译,成熟期籽粒迅速失水的玉米选育问题,《作物

- 育种攻关参考资料), 1988, 4 期, 18—20 页 (苏 II. Ф. 克柳克等, 《农业生物学》, 1987, 3 期, 3—7)
- [2] 庞增译, 玉米成熟表型特征和收获期籽粒含水量的可见标志—苞叶干燥期, 《国外作物育种》, 1992, 2 期, 25—27 页 (原 Oaiemah, M., et al., 1991. *Maydica*, Vol 36, No1, 29—37)
- [3] 翁德衡译, 玉米果穗干燥速率选择程序, 《作物育种攻关参考资料》, 1987, 5 期, 27—28 页 (原 Mathre, D. E., et al., 1985, *Euphytica*, Vol 34, No 2, 409)
- [4] Brookings, I. R., 1990. Maize Ear Moisture during Grain-Filling, and Its Relation to Physiological Maturity and Grain-Drying, *Field Crops Research*, 23(1) : 55—67
- [5] Cavalieri, A. J., et al., Grain Filling and Field Drying of A Set of Maize Hybrid Released from 1930 to 1982, *Crop Sci.*, 25 : 856—860
- [6] Crane, P. L., et al., 1959. Factors Associated With Varietal Differences in Rate of Field Drying in Corn, *Agron. J.* 51 : 318—320
- [7] Cross, H. Z., 1985. A Selection Procedure for Ear Drying Rates in Maize, *Euphytica*, 34 : 409—418
- [8] Cross, H. Z., et al., 1987. Divergent Selection for Ear Moisture in Early Maize, *Crop Sci.*, 27(5) : 914—918
- [9] Cross, H. Z., et al., 1991. Leaf Expansion Rate Effects on Yield and Yield Components in Early-Maturing Maize, *Crop Sci.*, 31(3) : 579—583
- [10] Curtis, P. E., et al., 1968. Developmental changes in Oil and Fatty Acid Content of Maize Strains Varying in Oil Content, *Crop Sci.*, 8 : 689—693
- [11] Guillermo, H. E., et al., 1991. Reciprocal Full-Sib Recurrent selection in Maize : I. Direct and Indirect Responses, *Crop Sci.*, 31(4) : 952—959
- [12] Hallauer, A. R., et al., 1962. Estimates of Maturity and Its Inheritance in Maize, *Crop Sci.*, 2 : 289—295
- [13] Hicks, D. R., et al., 1976. Drying Rates of Frosted Maturing Maize, *Agron. J.*, 68 : 452—455
- [14] Hillson, M. F., et al., 1965. Dry Matter Accumulation and Moisture Loss During Maturation of Corn Grain, *Agron. J.*, 57 : 150—153
- [15] Hunter, R. B., et al., 1979. Field Drying of Flint and Dent Endosperm Maize, *Crop Sci.*, 19 : 401—402
- [16] Hunter, R. B., 1977. Effect of Photoperiod and Temperature on Vegetative and Reproductive Growth of Maize Hybrid, *Can. J. Plan Sci.*, 57 : 1127—1133
- [17] Johnson, D. R., et al., 1972. Calculation of The Rate and Duration of Grain Filling in Corn, *Crop Sci.*, 12 : 485—486
- [18] Jones, R. J., et al., 1981. Temperature Effects on In Vito Kernel Development of Maize, *Crop Sci.*, 21 : 761—766
- [19] Kang M. S., et al., Comparative Effect of Y vs y Gene on Several Agronomic Characters in Maize, Ph. D. diss. Uni of Missouri Columbia (Diss. Abstr., 27—31734) : 1977
- [20] Kang, M. S., et al., 1989. Combining Ability for Grain Moisture, Husk Moisture, and Maturity in Maize with Yellow and White Endosperms, *Crop Sci.*, 29(3) : 689—692
- [21] Kang, M. S., et al., 1986. Effect of Certain Agronomic Traits on and Relationship between Rates of Grain-Moisture Reduction and Grain Fill during The Filling Perion in Maize, *Field Crops Research*, 14(4) : 339—346
- [22] Mark, E. W., 1986. Water Status of The Developing Grain of Maize, *Agron. J.*, 78(4) : 714—719
- [23] Miller, M. F., et al., Cooperaive Variety Tests of Corn; Variety Tests of Corn A Columbin, Mo. Missouri Agric. Exp. Stn. Bull; 1910, 87
- [24] Miller, R. L., et al., 1981. High Intensity Selection for Percent Oil in Corn, *Crop Sci.*, 21 : 433—437
- [25] Misevic, D., et al., 1985. Recurrent Selection for Percent Oil in Corn, *Genetica (Iemun, Yugosl)*, 17 : 97—106
- [26] Misevic, D., et al., 1988. Grain Moisture Loss Rate of High-Oil and Standard-Oil Maize Hybrid, *Agron. J.*, 80(5) : 841—845
- [27] Miseric, D., et al., 1989. Twenty Four Cycles of Phenotypic Recurrent Selection for Percent Oil in Maize : I. Per Se and Test-Cross Performance, *Crop Sci.*, 29(2) : 320—324
- [28] Muchow R. C., 1990. Effect of High Temperature on Grain-Growth in Field-Growth Maize, *Field Crops Research*, 23(2) : 145—157
- [29] Nass, H. G., et al., 1970. Effect of Endosperm Mutants on Drying Rate in Corn, *Crop Sci.*, 10 : 141—144
- [30] Neuffer, M. G., et al., The Mutants of Corn, ASA, Cssa and SSSA, Madison, WI : 1968
- [31] Ordas, O., 1991. Heterosis in Crosses between American and Spanish Populations of Maize, *Crop Sci.*, 31(4) : 931—935
- [32] Ouattar S., et al., 1987. Effect of Drought on Water Relations of Developing Maize Kernels, *Crop Sci.*, 27(4) : 730—734

- [33]Owen, C. R. ,et al. ,Corn Varieties in Mississippi, Mississippi Agric. Exp. Stn. Bull : 1940,339
- [34]Purdy, J. D. ,et al. ,1967. Inheritance of Drying Rate in "Mature" Corn, Crop Sci, 7 : 294—297
- [35]Robert, H. M. ,1991. Sixteen Cycles Recurrent Full-Sib Family Selection for Grain Weight in Two Maize Populations, Crop Sci. ,31(4) : 959—964
- [36]Schmidt, J. L. ,et al. ,1966. Estimating Harvest Date of Corn in The Field. Crop Sci. ,6 : 227—231
- [37]Shaw, R. H. ,et al. ,1951. On The Phenology of Field Corn, Sillking to Maturity, Agron. J. ,43,541—546
- [38]Troyer, A. F. , et al. , 1971. Plant Characteristics Affecting Field Drying Rate of Ear Corn, Crop Sci. , 11 : 529—531
- [39]Zuber, M. S. ,et al. ,Effect of The Y-y Factor Pair on Yield and Orther Agronomic Characters in Corn, Ph. D. diss, Iowa State College Ames 50—(01—0245) : 1950