

玉米的干物质生产与分配(综述)

陈国平

(北京市农林科学院,北京 100081)

一棵成熟的玉米,大约有 5%的干重是矿质元素,95%左右是由碳水化合物、蛋白质和脂肪等有机物质所组成。从本质上说它们都是光合作用的产物。由此可见,叶片吸收太阳光能,进行光合作用,合成有机物质,是产量形成的主要因素。因此,分析玉米的干物质生产与分配,对提高产量有很大意义。

1 干物质是籽粒产量形成的物质基础

由于籽粒产量的 95%左右来自光合产物,可以说,干物质是产量形成的物质基础。在一定范围内,积累的干物质越多,籽粒产量也就越高。原苏联的植物生理学家 A. A. 尼奇波罗维奇曾把产量的形成概括为下列公式^[13]:

$$\text{经济产量} = \text{生物学产量} \times \text{经济系数}$$

式中的经济产量是指干物质中经济上有用的部分,如稻、麦、玉米的籽粒,棉花的棉絮,甘薯、甜菜的块根等等。生物学产量是指成熟时作物地上部的总干重,而经济系数是指生物学产量中分配到经济器官的部分。

由上式看出,提高产量构成要素的任何一个因素都能提高产量。增产的基本途径是尽量多地提高生物学产量,并使干物质尽可能多地分配到经济器官中去。用这个公式来表述产量的形成,比用产量构成三要素的分析法更加合理,因为它把产量形成与光合作用更密切地联系在一起。

无数的试验表明,产量和干物质数量呈密切的正相关。在一定范围内,籽粒产量总是随干物质质量的增加而提高,见表 1。

表 1 玉米产量同干物质数量的关系 (N=28)

单 位	总干重(kg/ha)	产量(kg/ha)	单 位	总干重(kg/ha)	产量(kg/ha)
北京市农林科学院	11257.5	4875.0	吉林省农业科学院	17556.0	8953.5
北京市农林科学院	12096.0	5625.0	吉林省农业科学院	18963.0	9670.5
北京市农林科学院	13320.0	6375.0	吉林省农业科学院	21600.0	11263.5
北京市农林科学院	14310.0	7125.0	河北农业大学	16515.0	7935.0
北京市农林科学院	15870.0	7500.0	河北农业大学	24510.0	11220.0
新疆石河子农学院	14550.0	6559.5	山东省农业科学院	20070.0	10461.0
新疆石河子农学院	14010.0	5691.0	山东省农业科学院	25110.0	13713.0
新疆石河子农学院	13785.0	6775.5	北京市农林科学院	21975.0	11794.5
新疆石河子农学院	20835.0	9445.5	北京市农林科学院	27090.0	14991.0
北京农业大学	16726.5	9582.0	北京市农林科学院	31717.5	17685.0
北京农业大学	17659.5	9765.0	北京市农林科学院	34794.0	18406.5
北京农业大学	16833.0	9247.5	全国紧凑型玉米协作组	18375.0	10281.0
山东烟台福山农技站	16567.5	10099.5	全国紧凑型玉米协作组	20280.0	11229.0
山东烟台福山农技站	19107.0	11083.5	全国紧凑型玉米协作组	21600.0	12289.5

如表 1 所示,产量总是随干物质数量的增加而提高,产量和干物质重呈密切的正相关, $r=0.9731^{**}$ 。 $y=95.65+0.5968x$ 的关系式指出,每增加 1kg 干物质,单产相应提

高 8.952kg。但是,产量也并不可能随干物重的增加而无限提高。当密度超过合理密植的范围,生物学产量可能还进一步提高,但由于环境条件恶化,空秆、秃尖增加,经济系数下

降,籽粒产量反而降低。如山东省农业科学院玉米所进行密度试验,三个品种几乎都在公顷种 6.75 万株时达到最高产量水平,此时的平均总干物重为每公顷 15876.0kg,平均籽粒产量 7387.5kg,而当密度增加到 9.75 万株时,总干重增加到 16446.0kg,而籽粒产量反而下降为 6127.5kg^[2]。

陈国平在对 66 块京早 7 号夏玉米的回归分析后发现,籽粒产量同生物学产量之间存在着抛物线关系^[4]。产量随干物重的增加而提高,当干物重为每公顷 14250kg 时产量趋于稳定,而超过 18000kg 之后则逐渐下降,说明合理密植也要有“度”。

2 提高干物质产量的三个阶段

干物质既然是产量形成的物质基础,人们总是企图通过增加干物质生产来提高产量。在历史的长河中,人类增加干物质生产大体经历以下三个阶段。

第一个阶段,在我国大概相当于建国初到 70 年代初。由于当时生产水平较低,种植密度不可能太大,农民形象地说,“稀八百,稠一千”,又说“玉米地里卧下牛,还嫌玉米种得稠”。在这种情况下,叶面系数不足是影响光能利用率和限制产量的主要矛盾。于是,人们总是通过改善肥水条件和相应增加种植密度来提高产量。如果说建国初期每公顷种 15000 株玉米,单株最大叶面积 0.8 米²,最大叶面系数也只有 1.2。而到了 70 年代初,每公顷种 45000~52500 株,单株最大叶面积 0.75~0.78 米²,最大叶面系数就达到 3.5~4.0,叶面系数增加了 2.3~2.8,光能利用率当然可以大大提高一步。

第二个阶段,相当于 70 年代中到现在。增加肥、水、密虽然能把叶面系数提高了一大步,但是,采用的都是平展型的品种,即使进一步改善肥水条件,继续增加密度就会造成叶片相互遮光而减产。为了进一步提高叶面系数,有些玉米育种学家提出了理想株型育种的设想。这种品种植株下部叶片平展,中上

部叶片倾于直立,具有较小的雄穗。经过多年不懈的努力,终于培育出白单 4 号、京早 7 号、烟单 14、25、掖单 2 号、掖单 4 号、掖单 12 和掖单 13 等一系列紧凑株型的品种。这些品种由于株型紧凑,叶片较少相互遮光,每公顷可种到 6.75~8.25 万株,最大叶面系数可提高到 6 左右,光能利用率和产量又提高了一大步。据全国紧凑型玉米栽培协作组的试验,在同等栽培条件下,紧凑型的掖单 13 比平展型的沈单 7 号和丹玉 13 平均每公顷增产 3010.5kg 或 30.8%^[4]。又根据北京农业大学的试验,四个紧凑型品种平均比三个平展型品种增产 2965.5kg 或 38.3%。山东桓台、滨州,河北新乐、无极及河南温县玉米单产达到 9000kg,无一不是用紧凑型品种代替平展型品种的结果。

第三个阶段,开始于目前的某些高产县和高产田。这样的地块已经全部采用紧凑型品种,平均密度已达到每公顷 8.25 万株左右。也就是说,增加密度已无潜力,那么今后进一步提高产量,主要不是靠进一步增加叶面积系数,而是靠提高单位叶面积的光合效率。事实证明,在这方面同样存在着巨大的潜力。Heichel 测定的结果,发现不同杂交种之间的光合效率变动在 21~85mg/分米²·小时之间^[6]。美国伊利诺伊州华索农场 1985 年创造的亩产 1548.3kg 的世界最高产纪录,每亩也无非种 6000 株,实收 5766 株,但依靠很高的地力、大量施肥和良好的降雨,单株产量达到 268g(5.37 两)^[7]。如果不是有很高的光合效率,要达到这个产量是难以想象的。美国的学者设想未来的玉米产量最多能达到 31386.0kg。他们寄希望于提高叶片的光合效率。认为,当叶片的光合效率增加 50%,玉米产量可提高 33%。依阿华州的 R. B. Pearce 教授认为,要实现上述产量,快速灌浆期应维持 40 天,但每天每公顷籽粒增重要从过去实测到的 627.75kg 增加到 784.5kg^[7]。

3 叶面积

小麦和大麦的穗、叶鞘光合效率相当高，而玉米则不同，主要的光合器官是叶片，而苞叶和叶鞘的光合作用是微不足道的，有时是负的⁽⁸⁾。既然如此，叶面积越大，吸收光能越多，产量也就越高，当然也不能超过适宜叶面积的范围。

笔者在中下等产量水平下测定 66 块京早 7 号夏玉米产量与叶面系数的关系⁽¹⁾，结果见表 2。

表 2 夏玉米产量与叶面系数的关系 (N=66)

产量水平 (kg/ha)	最大叶面系数
4515~5250	2.94
5265~6000	3.15
6015~6750	3.36
6765~7500	3.58
>7500	3.59

对于紧凑型玉米来说，3.6 是一个比较低的叶面系数，如要进一步提高产量，最大叶面系数还可以提高到 6~7。如掖单 13 在吉林公主岭单产 11179.5kg 时，叶面系数是 5.53，在山东济南 10282.5kg 时是 5.62，在北京延庆 13453.5kg 时是 5.91。

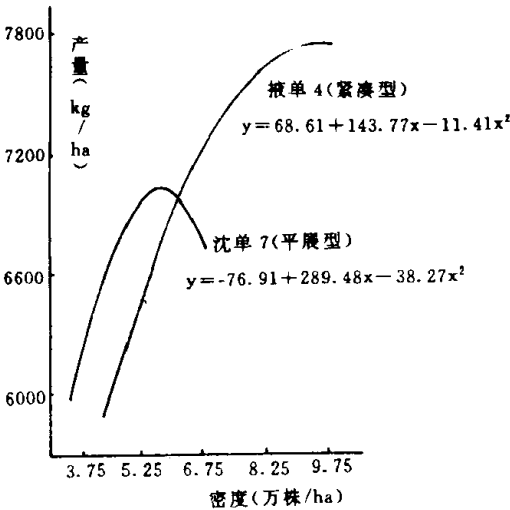


图 1 两类品种产量和密度的关系(1988)

产量同最大叶面系数的关系是一条抛物线

线，在达到最适叶面系数之前，产量随叶面系数的增加而提高；到达最适范围之后，产量先是稳定，而后下降。如掖单 13 在单产 9000~12000kg 的水平下，产量同最大叶面系数的关系为：最大叶面系数 3.76、4.30、4.98、5.48、5.77，产量(kg/ha) 9783.0、10749.0、11563.5、11946.0、11133.0。但是，如果肥水水平进一步提高，增加产量的最大叶面系数还能进一步增加。如掖单 13 在北京延庆单产 17685kg 时，最大叶面系数是 7.51，在北京怀柔单产 18406.5kg，最大叶面系数是 7.69。

由于紧凑型和平展型耐密性不同，其最适的叶面系数也是不同的⁽⁵⁾。徐庆章研究两类品种产量与密度的关系，结果为图 1。平展型的沈单 7 号大约在每公顷 52500 株时产量达到最高值，继续增密，产量下降。52500 株的最大叶面系数接近 4。而紧凑型的掖单 4 号只有到每公顷 82500~90000 株才能达到最高产量，而达到这个密度的最大叶面系数是 5.35~5.85。在全国紧凑型玉米栽培研究协作组的试验中，掖单 13 的最大叶面系数是 5.68，而沈单 7 号是 4.51⁽⁴⁾。

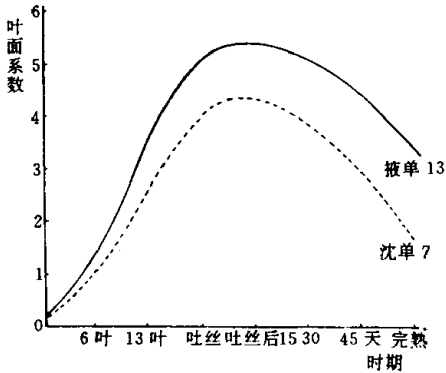


图 2 两类品种的叶面系数发展动态

群体叶面积的发展呈 S 形曲线，即中间高、两头低。这条曲线指出玉米群体在光能利用上的两大缺点：一是出苗一封行的时间过长，许多阳光漏射到地面而浪费；二是生育后期容易早衰，叶面系数过快下降，也会造成漏光损失。因此，如何设法促进壮苗早发，提早

封行和防止后期早衰,是高产栽培中值得重视的问题。

全国紧凑型玉米栽培研究协作组比较了两类品种的叶面积发展动态(图 2)。发现紧凑型的掖单 13 不但自始至终比沈单 7 号有较大的叶面积,而且前期叶面积上升快,后期下降慢,LAI>4 的时间,掖单 13 是 60 天,而沈单 7 号不超过 35 天,因而每公顷多生产

5580kg 干物质和 3010.5kg 籽粒^[4]。

90%左右的籽粒产量是叶片光合作用的产物,因此,使灌浆期间的叶面积尽可能长的稳定在较高水平上有极大的意义。过去总把生育后期叶面系数的下降看成是天经地义的,而新近的研究则表明它是农艺措施不完善的产物。如果能设法防止叶面系数过快下降,产量还可以提高一大步,这点见表 3。

表 3 玉米产量同吐丝后叶面系数的关系

地 点	3 叶	6 叶	13 叶	吐丝	吐丝后 15 天	30 天	45 天	完熟	产量(kg/ha)
河北保定	0.08	0.63	4.43	4.63	4.45	4.14	2.85	4.41	9919.5
北京延庆	0.07	0.47	4.25	5.91	5.68	5.32	4.32	3.32	13453.5
北京延庆	0.08	0.68	5.51	7.51	6.68	6.14	5.18	3.64	17686.5

从表 3 看出,三块不同产量的地块吐丝前叶面系数差异相对较小,而吐丝到成熟则相差甚大,吐丝一成熟的平均叶面系数分别为 3.50、4.91 和 5.83,而灌浆期积累的干物质依次为 11094.0、12255.0 和 18720kg,最后导致籽粒产量的巨大差别。

4 净同化率

对于干物质生产来说,叶面积的大小固然很重要,单位叶面积的工作效率也不可忽视,这就是净同化率。通常以每平方米叶面积在一天中积累的干物质克数来表示。

净同化率是指叶片光合作用生产的干物质,扣除呼吸消耗后的净积累量,它显然要比光合效率低得多。关于呼吸作用消耗的干物质数量,每位学者的估计不尽一致。莫勒(muller,1964)估计呼吸消耗占光合产物总量的 40%^[8]。黄舜阶认为,呼吸消耗占总同化量的 30%^[9]。胡昌浩等实测,在公顷种 75000 株情况下,紧凑型呼吸消耗占总光合产物 28.54%,而平展型占 32.1%^[4]。总而言之,通过呼吸作用消耗掉的干物质约占光合总量的 1/3 左右。这不是一个很小的数字,而且也不难理解,为什么在气候冷凉和昼夜温差大的北方玉米总比高温的南方更容易高产,又为什么我国玉米的高产总是出现在新

疆和甘肃的河西走廊地区。

多数人倾向于认为,对于产量形成来说,叶面积的扩大显然要比光合效率重要得多。瓦特逊(watson)甚至认为,光合效率的高低同产量没有关系,起决定性作用的是叶面积^[10]。这种看法在过去较低的产量水平下也许是正确的,因为当公顷种密度从 15000 株增加到 45000 株以上,最大叶面系数从不足 1.5 提高到 3 以上时,单产也从 1500kg 左右提高到 4500kg 以上。但是,当密度增加到 60000~75000 株,最大叶面系数达到最大值后,不设法提高叶片的净同化率就不能进一步提高产量。

事实上,不同作物之间的光合效率存在着巨大的差别。在谷类作物中,产量较高的玉米和高粱较水稻、小麦、大豆和豌豆有较高的光合效率。就是在玉米的不同品种之间,光合效率也有差别。Heichel 测定不同杂交种和自交系的光合效率,发现不同材料之间有 21~85mg/分米²·小时的差异^[8]。还有人测定 27 个杂交种,发现其光合效率变动在 28~85mg/分米²·小时之间。在全国紧凑型玉米栽培研究协作组的试验中,尽管紧凑型品种比平展型品种每公顷多种 22500 株,叶面系数大 0.66,但净同化率却高出 3.81g/米²·日或 31.4%,产量增加 30.8%^[4]。赵化春等

测定灌浆期间光合强度同土壤田间持水量关系,结果如下:水分占田间持水量 50%,光合强度为 $10.1 \text{ mgCO}_2/\text{分米}^2 \cdot \text{小时}$, 70% 为 12.2 , 74% 为 20.2 , 87.5% 为 $23^{[11]}$ 。

由于干物质产量是叶面积和净同化率共同作用的结果。因此,不能脱离叶面积的大小来讨论净同化率。净同化率高,产量不一定高,因为它同叶面积(密度)之间往往存在着负相关。吴盛黎测得的净同化率($\text{g}/\text{米}^2 \cdot \text{日}$)同密度的关系如下:当 48000 株时净同化率为 7.62 , 54000 株为 7.60 , 64500 株为 7.02 , 75000 株为 $5.68^{[5]}$ 。重要的是要找到一种既有较大密度,又有较高净同化率的方案,如公顷种 64500 株就属于这种情况。再者,当密度较低时,增产主要靠增加密度,扩大叶面积;而当密度已达最大极限,增产的主攻方向就是提高净同化率。

玉米一生中的净同化率变化呈 M 字形的双峰曲线,出现大喇叭口和灌浆期两个高峰和开花授粉期一个低谷。王忠孝报导各生育期的净同化率($\text{g}/\text{米}^2 \cdot \text{日}$)如下:出苗—拔节 8.54 , 拔节—大口 10.28 , 大口—授粉 7.23 , 授粉后 1~15 天 7.32 , 16~25 天 11.23 , 26~35 天 3.44 , 35 天—成熟 3.25 , 平均 $7.24^{[12]}$ 。刘绍棣也得到类似的结果^[6]。开花散粉期间光合效率降低的原因是多方面的:一是叶面系数处于高峰期,叶片容易相互遮光;二是器官已经建成,而籽粒灌浆尚未开始,光合产物因消耗少而暂时在叶片内的积累必然要降低光合效率;三是时值全年最高温的季节,植株的新陈代谢作用旺盛,呼吸消耗多,积累少。

5 经济系数

经济系数也是影响产量的一个重要因素,它指的是干物质总产量分配到籽粒部分的比例。在干物质总产量为 $12000 \text{ kg}/\text{ha}$ 的情况下,经济系数每提高 0.05 ,单产增加 600 kg 。汉威等(Han way)指出,玉米的经济系数变动在 $0.35 \sim 0.52$ 之间,平均为

$0.42^{[13]}$ 。实际上,玉米经济系数还要广泛得多,低的 0.3 以下,高的可达 0.55 以上。墨西哥国际玉米小麦改良中心的资料证明,经济系数有很强的地域性^[11]。高纬度温带通常在 0.5 以上,中纬度温带 0.5 ,热带低海拔地区只有 $0.3 \sim 0.4$ 。

经济系数主要是在灌浆期间形成的,在此期间绿叶面积越大,光合效率越高,灌浆时间越长,生产的干物质越多,经济系数也就越高。因此,保持灌浆期间充足的肥水供应,对提高经济系数有很大意义。

经济系数是一个品种特性。紧凑型的掖单 13 经济系数是 0.53 ,而平展型的沈单 7 号是 $0.5^{[4]}$ 。山东莱州农业科学研究所也指出,紧凑型的鲁玉 2 号经济系数是 0.493 ,而平展型的丹玉 6 号是 0.438 。同是紧凑型的不同品种经济系数也有差别,在公顷种 67500 株的条件下,鲁单 33 经济系数是 0.53 ,鲁单 38 经济系数是 0.48 ,而鲁单 37 只有 $0.47^{[2]}$ 。

经济系数通常同密度呈负相关。山东农业科学院试验,鲁单 33 号 52500 株时经济系数为 0.55 , 67500 株时为 0.48 ,而 97500 株时为 $0.43^{[2]}$ 。山东福山农技站试验,60000 株为 0.61 , 75000 株为 0.58 , 90000 株为 0.52 ,而 105000 株为 $0.48^{[6]}$ 。类似的例子很多。

增施 N 肥能够显著提高经济系数^[13]。克兰茨(Krantz)指出,当施 N 量很低时,每生产 1 kg 籽粒就生产 3 kg 茎叶,而当公顷施肥 $176 \sim 198 \text{ kg N}$ 时,每生产 1 kg 籽粒只生产茎叶 $0.8 \sim 0.9 \text{ kg}$ 。奥尔逊(Olson)的 14 个施肥试验表明,施肥仅使茎叶重增加 17% ,却使籽粒产量提高了 62% 。乔丹(Jordan)的试验结果如下表。

表 4 密度×施肥对粒秆比的影响

施 N 量 (kg/ha)	密 度	10005 株/ha	30015 株/ha
0		1 : 1.570	1 : 1.476
66		1 : 1.500	1 : 1.420
132		1 : 0.840	1 : 0.970

表 4 所示,在两种密度下,随着施 N 量的增加,籽粒对茎叶的比重都有下降。

6 结 论

6.1 玉米植株 95% 左右的重量是来自光合产物,干物质是籽粒产量形成的物质基础。高产的基本途径是尽量增加干物质产量,并使之尽可能多地分配到籽粒部分。

6.2 提高干物质生产经历三个阶段:当生产水平较低时,主要通过改善肥水条件,相应增加叶面系数,提高光能利用率。当玉米密度和叶面系数达到极限,主要通过理想株型育种进一步增大密度。紧凑型品种的出现,使每公顷密度由 45000~52500 株增加到 67500~82500 株,最大叶面系数由 3.5~4.0 扩大到 5~6。当紧凑型品种的密度已达到最大时,提高产量不依靠增加密度,而是提高叶片的光合效率。

6.3 叶面积是决定干物质产量的主要因素,特别是在中低产水平下。生产最高产量的最适叶面系数,平展型品种为 3.5~4.0,紧凑型品种为 5~6。前期叶面积上升快,后期叶面积缓慢下降和叶面系数超过 4 的时间的延长,对增加干物质产量有巨大意义。

6.4 提高净同化率是影响产量的一个因素,在高密高产条件下甚至是决定性因素。选用高光效的品种,确定适宜的密度和改善肥水管理是提高光合效率的有效途径。

6.5 经济系数关系到干物质分配到籽粒的

比重,玉米的经济系数一般为 0.35~0.52。在公顷产 12000kg 水平下,经济系数每增加 0.05,产量提高 600kg。选用经济系数高的品种、确定合理的种植密度和增施 N 肥,都有助于提高经济系数。

参 考 文 献

- [1]陈国平,夏玉米的生育规律、高产模式及其控制技术,《中国农业科学》,1986 年第 1 期
- [2]牛玉贞等,沂蒙山区夏玉米优化栽培方案的探讨,《第三届全国玉米栽培学术讨论会论文汇编》,1988
- [3]铁木尔·吐尔逊,玉米对养分吸收、干物质积累与叶面积发展动态的探讨,《石河子农学院学报》,1983 年第 1 期
- [4]全国紧凑型玉米研究协作组,紧凑型玉米的生育规律及高产配套技术的研究,《全国第四届玉米栽培学术讨论会论文汇编》,1992
- [5]李伯航等,《黄淮海玉米高产理论与技术》,学术书刊出版社,1990
- [6]莱州市人民政府等,《紧凑型玉米栽培技术》,山东科技出版社,1988
- [7]陈国平,美国的玉米生产和考察后的反思,《作物杂志》,1992 年第 1 期
- [8]S. 吉田,谷类产量的生理学研究状况,《植物生理生化译丛》,科学出版社,1974
- [9]L. T. 伊文思,《作物生理学》,农业出版社,1978
- [10]山东省农业科学院,《玉米生理》,农业出版社,1987
- [11]李伯航等,《玉米高产理论与栽培技术》,农业出版社,1992
- [12]I. Armon. Mineral Nutrition of Maize. Bern/switzerland, 1974.
- [13][俄]A. A. Ничипорович, Фотосинтез и теория получения высоких урожаев Иад АНСССР 1956