

玉米株型研究综述

李少昆 赵 明 王树安

(北京农业大学农学系, 北京 100094)

早在 50 年代, Stringfiend (1956) 和 Duncan (1954) 发现, 提高早熟玉米的产量, 尽可能应用直立型玉米, 而增加密度是进一步研究的问题。Moss (1964) 研究表明, 玉米叶片表面和背面分别照光时, 两面的光合作用强度基本相等, 由于直立叶片背面的受光量比弯曲叶片的大得多, 因此可以充分地利用光能。加之育种上 br 型矮生株的发现, 这些为玉米株型的研究奠定了理论与实践基础。澳大利亚学者 Donard 于 1968 年提出了作物的“理想株型”概念之后, 作物株型问题引起许多国家育种和生理工作者的重视, 其中 Mock 和 Pearce (1975) 较早的对玉米植株的理想株型进行了深入的探讨。

1 株型与产量的关系

玉米株型能否成为一个增产因素是关于株型问题争论的焦点之一。总结这方面开展的研究采用的方法有四种: 一是利用叶片直立程度不同的等基因系; 二是人工改型; 三是在不同密度下做相对比较; 四是测定不同生态条件下不同株型玉米的产量反应。最早 Moss 和 Stinson (1961) 所做试验表明, 有叶舌 $Hy \times C_{103}$ 之所以增株减产, 是由于不耐荫所致。Pendleton 等 (1968)、Moss (1971)、Pepper 等 (1970)、Russell (1972) 和苏书文等 (1990) 对不同叶玉米杂种的研究指出, 直立叶在密度高情况下, 对籽粒产量有正效应, 在低密度下减产。Pendleton 等 (1968)、Rawson (1969)、Cimmyt (1970)、有原文二等 (1978) 和李登海等 (1992) 用人工改型的方法试验也支持这一观点。另外 Winter 等 (1973) 和

Lambert (1978) 的研究却表明, 无论是机械调整的直立叶或是同型无叶舌叶, 均比各自对照种 (平展叶) 增产, 但差异不显著。Hopper 等 (1970) 利用无叶舌单基因系研究得出直立型减产 13% 和韩庚辰 (1982) 试验叶向值与籽粒产量及生物产量无关的结果, 可能均与种植密度低有关。由此可见, 问题的关键在于群体是否有一个最适的叶面积指数。Arihara 等 (1980) 从对太阳辐射量不同年份观察的结果表明, 太阳辐射不足时, 直立叶可减少遮阴, 增加光的截取, 使玉米提高产量。Trenbath 等 (1975) 总结了叶角与产量方面的研究结果, 认为上举叶片对玉米产量是有益的。Nelson (1988)、Austin (1989) 也认为, 改进玉米空间结构和受光势的设计, 在增加群体总光合量和吸收方面尚有很大的潜力。株型增产的主要原因与其群体光分布特性较优有关。特别是玉米干物质积累的主要功能叶是中部叶片, 因而上部叶片上冲, 中部叶片可处于较好的光照状态下, 从而有利于物质生产。胡昌浩等 (1993) 研究了大田高产 (亩产 750kg 左右) 条件下玉米群体光合作用系统及其与产量的关系, 结果紧凑型品种在适宜高密度下具有较高的群体光合速率, 易获高产。平展型在适宜低密度下, 大喇叭口期以后具有较高的群体光合速率, 产量领先。同时测得玉米不同层次群体光合速率表现为, 紧凑型中层 > 上层 > 下层, 平展型上层 > 中层 > 下层等即证实了这点。赵明等 (1992) 在玉米群体模拟的研究中证明, 在早晚太阳高度较

小时,紧凑型玉米上层叶位光合速率较高;中午太阳高度角大时,以中层叶片光合速率较高,即在光合日变化中,上层和中层叶表现出较好的时间性协调。另外,由于群体下部光照也得以改善,下层叶片功能期延长。但也有一些研究者认为,玉米属 C_4 作物,在一般自然最大光强下也达不到光饱和,所以紧凑型玉米将顶部更多的光能补给中部的用光方式,是否是真正能够提高总体光能利用效率尚值得研究。至于株型与杂种优势在增产中各自所占份额,黄舜阶等(1992)利用人工改型的办法试图将两者分开,结果表明,株型与杂种优势的增产作用相当,且随着密度的增大,株型增产的部分显著增大。刘绍棣(1993)认为,玉米植株叶片变直立以后叶绿素含量和光合速率比平展姿态的高,可能与减少强光直射、延缓衰老有关。Pendleton(1968)曾推论,如果在白天最热的时候,直立叶子的温度可能比较低,蒸腾作用就会降低,光合作用会增强,徐庆章等(1993)的研究证明了这个推论。刘培利等注意到紧凑型玉米的根系有较平展型深层根量多、水平分布紧凑及根系活跃吸收层深、活力受密度影响小的特点,表现出对产量贡献大。近年由于我国紧凑型玉米发展较快,在实际生产中应用取得了较大的成功。关于其增产的原因报道也较多(魏凤乐,1992;鲍巨松等,1992;张树权,1993),但很多研究因所用材料为极个别高产紧凑型杂交种,未能排除不同基因型遗传背景差异的干扰,尚很难说这些结果具有普遍意义。总之,目前国内外这方面的研究还多处于与产量有关生理活动现象简单相关分析的阶段,尚未形成一个株型与产量之间内在关系机理研究的体系。

2 关于株型的划分

关于对玉米株型划分标准的认识经历了几个阶段:早期仅以茎叶夹角这一单一性状来概括株型。如把夹角小称之为上冲(举),等同于紧凑型,把夹角大称之为平展,表示松散

型(章履孝等 1991)。后考虑到叶片的下披程度也是株型性状中影响群体内光分布的重要因子,Pepper(1977)提出了叶向值参数(Lov)的概念,并提出了 $Lov > 60^\circ$ 为上冲型, $30^\circ \sim 60^\circ$ 为中间型, $< 30^\circ$ 为平展型的商讨意见。由于 Lov 值易于测定,因此该指标在实践中被广泛应用。章履孝等(1991)测定了掖单 2 号、苏玉 4 号等几个全国公认的紧凑型玉米后认为,Pepper 用 $Lov < 30^\circ$ 为紧凑型的标准似乎太高,而建议用穗位以上叶的叶向值(Blov)来衡量玉米株型,他给出了 $Blov > 60^\circ$ 为紧凑型, $30^\circ \sim 60^\circ$ 为中间型, $< 30^\circ$ 为松散型的标准。并认为这样划分的结果与习惯上的划分相吻合。刘绍棣等(1990)则认为,紧凑型玉米穗位以上叶角 $20^\circ \sim 25^\circ$,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。董振国等(1992)报道了叶角小于或接近 35° 为紧凑型的划分标准。秦泰辰等(1992)则认为,可以依据不同地区,不同杂种和密度制定合理标准。此外,鉴于消光系数 K 值能综合地反映株型性状对光分布的影响,最能代表株型(秋山侃等,1975)。山东农科院(1986)认为,用 K 值可对玉米的紧凑程度作出理想的区分。章履孝(1991)总结为 $K < 0.5$ 可作为紧凑型划分的尺度, $K > 0.5$ 为标准型的标准。由上可见,株型的划分尚缺少统一的指标,并且表达的方式也不够严密。王克胜(1992)采用聚类分析方法,用上部第 1~8 片叶的叶夹角和棒三叶叶向值共 9 个性状进行了株型聚类,结果将玉米株型划分为紧凑型、近紧凑型、近平展型和平展型四种类型。裴鑫德(1994)在此基础上进一步采用逐步分析的方法建立了玉米株型判别模型,使株型的划分更加客观和科学,更具实际应用价值。但由于选用的是穗位及穗上叶,并不能代表整体的株型,且穗位叶夹角不规则,加之样品有限,聚类的结果和建立的判别模型尚不太理想。

目前大家已对玉米理想株型的特点有了一定的共识,即株型紧凑、收敛,穗上叶片数

偏少,且较窄短、近于上冲,有利于改善群体内的光分布。穗下叶片近于水平方向伸展,且早期这些叶片出叶快,生长量大,能有效地截获光能。还有一些次要特点:叶片叶脉坚挺,较厚实,叶色浓绿但不过深。茎秆高度中等,粗壮坚韧,根系发达,雄穗中等偏小。这些特点能较小地影响光在群体内漏射和透射。还有一些总体外观特点如俯视整个植株呈矛形或菱形;穗位高度适中,穗位以上为圆锥形等(章履孝等 1991)。显然株型不是一项或几项性状,而是玉米地上部器官及其数量大小、空间分布等的综合。全面系统的描述株型则成为一个多变量分析的问题,而这首先要取决于株型信息获取手段的突破。这是目前亟待研究解决的问题。

3 株型信息的获取

有关早期这方面的工作,赵明(1992)曾做过详细的综述,早在 50 年代初门司一佐伯提出了田间层切和群体结构研究,并证明了群体光分布符合 Beel-Lambert 定律,为改善株型提高产量提供了理论依据。但是,这种方法仅能描述群体结构的垂直分布,表现不出构成群体的植株各叶片的大小,排列以及聚合程度。Ross 和 Worloin(1966)采用几何原理,测定群体各水平层中叶片每一部分的法线倾角和方位角,计算叶面积空间取向函数和叶面积密度函数,以统计光从不同方向入射的光照面积,其操作比田间层切更为复杂,调查时同样要破坏植株,无法进行定点定株的观察。与此同时,内岛等(1966)与宇田川(1968)又提出了“轨迹法”,即通过设想叶片的主要位点,用图真实地描绘出叶片在田间条件下的植株姿态,再根据图形进行群体结构分析。此法调查不破坏植株,直观表现出植株形态,较适宜玉米、高粱高秆作物。但手工绘图,仅能表现出株型图难以进行深入的结构分析。赵明等(1992)曾对上述方法存在的问题,通过田间调查的数据首次用计算机绘图和分析玉米株型,从而使玉米株型的研究

在图形化、量化上有了较大的飞跃。

前述玉米株型资料的获取均是靠手工量取,费时费工,误差大,还难以达到满意的精度,且玉米植株着生于三维空间之中,株型涉及了叶片、茎秆、雌雄穗等形态、大小、方位分布和相应配置等综合性状,尤其“方位分布”、“相互配置”及一些不规则的形态信息就很难获取,很难解决在工作中(尤其育种工作中)大量取材的问题。近年来,由于多媒体技术的日趋成熟以及微机价格的不断降低,图象处理技术已被广泛应用于多个学科。1994 年我们与北农大基础科技学院合作,采用该技术对拍摄的不同基因型玉米的图象进行了信息提取,结果除获得了“轨迹法”所得到的信息外,还取得了玉米植株重心分布、平均高度、株型轮廓、叶片曲率、叶长与角度综合分布等大量手工量取所不能获取的信息,实践证明这项技术可用于大量准确、快速、完整的玉米株型信息获取的工作中。

4 株型信息的遗传传递及株型育种

对株型性状传递的众多研究表明,叶夹角、叶向值、株高、穗位高、叶间距、叶形系数(叶长/叶宽)、雄穗长度与分枝数以加性效应为主(赖仲明,1981;金益,1985;Ron 等,1987;王泽立等,1992;王克胜,1992;苏书文,1993;陈宛秋,1993;陈铃,1994;李玉铃,1994)。狭义遗传力都比较高,在杂种后代中能稳定的遗传。如果想组配出特定的具上述特性的株型可以用双亲平均值来大致预测后代该性状的值。关于叶面积遗传的报道分歧较大,有报道叶面积由加性和非加性效应共同决定和以加性效应为主(王克胜,1992;李铃玉,1994;沈高中,1987),有人认为叶面积存在显著的上位性效应(赖仲明等,1981;陈铃等 1994);也有认为以显性效应为主(尹燕桦等,1987;陈铃等,1994)。王泽立(1992)报道了叶片夹角表现为正超亲,叶向值为负超亲,而李铃玉(1994)认为,叶夹角为负超亲。此外,从 F_1 叶夹角、叶向值与双亲平均值所

作相关发现, F_1 与母本的关系比父本更密切, 达显著水平, 表现为母本效应(章履孝, 1991; 王泽立, 1992; 秦泰辰, 1992), 即用夹角小的自交系作母本, 期望能产生叶片较上举的单交种。Mock(1975)、李玉玲(1994)认为, 不同部位叶片叶向值的遗传力不相一致。因而进一步弄清株型性状的亲子传递规律无疑对杂种后代的预测是有益的。李玲玉等(1994)、金益(1985)、陈宛秋(1993)分析了大多数株型性状与产量和穗粒性状之间并不存在显著的相关关系, 因此认为, 紧凑株型与高产之间并不存在太多本质的遗传联系。表明在育种上是可以组配出株型好且高产的品种。今后, 在育种工作中, 应努力收集扩大玉米株型育种的种质资源, 并发展现代基因工程等高新技术创造人工理想株型育种新材料, 建立计算机分析及评判玉米株型选育专家系统, 提高玉米理想株型选育成功的机率。

由上看来, 紧凑株型只能在高产密植条件下通过影响群体透光性能对产量起作用, 最终产量的形成主要取决于叶片对光能的吸收特性及其转化能力, 这又与杂种优势有明显的关系。因此在强调紧凑株型作用的同时, 不可忽视对其它高产性能的选择, 且目前更应着重改进作物的内在功能, 将配合力群体光能利用两者融合于一体, 将杂交优势利用与株型育种结合起来是今后发展的方向。

参 考 文 献

[1] 胡昌浩等, 高产夏玉米群体光合速率与产量关系的研究, 作物学报, 1993, (1), 63-69
 [2] 韩庚辰, 玉米主要光合性状与产量的关系及遗传效应分析, 作物学报, 1982, (4), 237-244
 [3] 尹燕祥等, 玉米主要性状的基因效应与其杂种优势关系的研究, 山东农业大学学报, 1987, 18(1), 19-32
 [4] 李玉玲等, 玉米株型性状的配合力及其相关研究, 河南农业大学学报, 1984, 28(4), 354-360
 [5] 王克胜, 玉米若干数量性状的遗传表达特点与杂种优势预测方法探讨, 北京农业大学硕士学位论文, 1992
 [6] 王泽文, 玉米几个主要数量性状的遗传及其轮回选择效应的研究, 山东农业大学硕士学位论文, 1992
 [7] 苏书文, 玉米叶夹角性状配合力的研究, 玉米科学,

1993, 1(1), 1-4
 [8] 章履孝, 玉米的理想株型育种, 江苏农业学报, 1991, 7(1), 45-48
 [9] 陈宛秋等, 几个常用玉米自交系株型性状的遗传及其在株型育种中的利用, 四川农业大学学报, 1993, 11(4), 563-567
 [10] 金益, 玉米株型和穗部性状的遗传规律及其选择方案, 沈阳农学院学报, 1993, 16(4), 25-36
 [11] 秦泰辰等, 应用紧凑型玉米的几个问题, 种子, 1992, (2), 43-45
 [12] 陈岭等, 玉米株型性状的遗传分析, 华北农业科学, 1994, (4), 28-36
 [13] 李玲玉等, 玉米株型性状杂种优势及其与自交系类群关系的研究, 第三届全国青年作物遗传育种学会文集, 1994, 167-170
 [14] Joli Arihara 等(宽振潮译), 1980, 天气条件对直立叶玉米产量的影响, 日本作物学会纪事(译文刊于国外农学—农业气象, 1983, (3), 32
 [15] 有原丈二等, 1978, 日本作物学会纪事, 47(4), 536-540
 [16] 李登海, 玉米株型在育种中的作用, 1. 株型的增产效果, 山东农业科学, 1992, (3)4-8
 [17] 徐庆章, 玉米株型在育种中的作用, 3. 株型与叶面温度、蒸腾作用的关系, 山东农业科学, 1993, 3:7-8
 [18] 徐庆章等, 玉米株型在育种中的作用, 2. 不同玉米受光量的比较, 山东农业科学, 1992, 4:5-8
 [19] Pendleton J. W. 光照与玉米植株几何学的关系, 美国第二十三届玉米高粱研究年会会刊, 1968, 76-81
 [20] 刘绍禄等, 紧凑型玉米株型及生理特性研究, 华北农业学报, 1990, 5(3), 20-27
 [21] 苏书文等, 不同叶夹角玉米杂交种产量潜力的研究, 作物学报, 1990, 16(4), 364-371
 [22] A. M. de Ron, A. Ordas(熊仿秋译), 1987, 玉米非穗部性状的遗传研究, Plant Breeding, 96:286-271(译文刊于国外农学—杂粮作物, (6), 6-8)
 [23] 赖仲明等, 玉米几个自交系株型数量性状遗传的研究, 中国农业科学, 1981, (4), 28-36
 [24] 章履孝等, 玉米株型的划分标准及其剖析, 江苏农业科学, 1991, (5), 30-31
 [25] 烟台地区农业科学研究所, 玉米理想型育种, 山东农业科学, 1978, (1), 66-69
 [26] 卢鹤义次(薛德裕译), 作物的光合与物质生产, 科学出版社, 1979, 13-18
 [27] 内岛善兵卫等, 1966, 作物群体内能量与气体交换的研究, 4. 玉米群体内直射光的透入与叶面光强, 农业气象, 24:141-151
 [28] 宇田川俊武等, 1968, 作物群体内 (下转第15页)

(上接第7页)

能量与气体交换的研究, 3. 玉米群体结构, 日作记, 37, 589—596

[29]裴鑫德, 玉米株型的判别模型, 华北农学报, 1994, 9 (2): 1—8

[30]堵纯信等, 玉米理想型经济性状的遗传相关与通径分析, 华北农学报, 1988, 3(4): 23—28

[31]赵九州等, 浅谈作物“理想株型”育种进展, 沈阳农学院学报, 1993, (4): 13—16

[32]魏凤乐等, 关于耐密植玉米杂交种几个外观性状指标讨论, 吉林农业科学, 1992, (4): 25—30

[33]鲍巨松等, 紧凑型玉米高产原因与栽培技术, 陕西农业科学, 1992, (1): 1—2

[34]张树权, 发挥紧凑型玉米高产潜力的高产栽培技术研究, 黑龙江农业科学, 1993, (3): 16—19

[35]赵明, 1991, 玉米群体光合模拟的研究, 北京农业大学博士论文

[36]董振国等, 黄淮海平原高产田作物群体结构特征, 应用生态学报, 1992, (3): 240—246

[37]Pepper, G. E., 1974. The effect of leaf orientation and plant density on the yield of maize (*Zeamays L.*) Un-

published ph. D. Dissertation. Iowa State University, Ames, Iowa. Diss. Abstr. 35:5234B

[38]Pendleton, J. W., G. E. Smith, S. R. Winter, and T. J. Johnsons, 1968. Field investigations of the relationship of leaf angle in corn (*Zea mays L.*) to grain yield and apparent photosynthesis, *Agron. J.* 60:422—424

[39]Stringfield, G. H. Corn culture. In: G. F. Sprague and G. H. Shull, 1956, 5:343—378

[40]Donald, G. H. 1968, The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* 17:358—443

[41]Moss DN et al., photosynthesis and crop production. *Advances in Agro.*, 1971. 23:318—336

[42]Trembath BR. 1975, Leaf Inclination and crop production. *Field Crop ABS.* 28:231—244

[43]J. J. Mock, and R. B. Pearce, 1975, An ideotype of maize, *Euphytica*, 24(3): 613—623

[44]Pepper GZ et al., Leaf orientation and yield of maize. *Crop Sci.* 1977, 17:883—886

[45]Mosi, Sacki. 1953 T Über den Lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und sein Bedeutung für die Stoffproduktion, *Jpn. J. Bot.*, 14:22—52