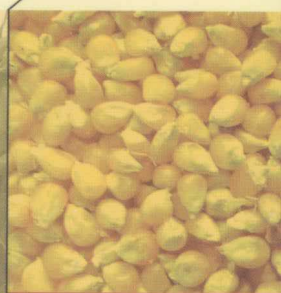


玉米穗粒数形成特性研究

申丽霞 著



中国农业科学技术出版社

玉米穗粒数形成特性研究

申丽霞 著

中国农业科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

玉米穗粒数形成特性研究 / 申丽霞著. —北京: 中国农业科学技术出版社, 2009. 7

ISBN 978 - 7 - 80233 - 938 - 5

I. 玉… II. 申… III. 玉米 - 穗 - 颗粒 - 研究 IV. S513

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 109534 号

责任编辑 梅 红

责任校对 贾晓红

出 版 者 中国农业科学技术出版社

北京市中关村南大街 12 号 邮编: 100081

电 话 (010) 82109704 (发行部) (010) 82106630 (编辑室)

(010) 82109703 (读者服务部)

传 真 (010) 82106636

网 址 [http://www. castp. cn](http://www.castp.cn)

经 销 者 新华书店北京发行所

印 刷 者 北京华正印刷有限公司

开 本 850 mm × 1 168 mm 1/32

印 张 6.375

字 数 150 千字

版 次 2009 年 7 月第 1 版 2009 年 7 月第 1 次印刷

定 价 20.00 元

————— 版权所有 · 翻印必究 —————

前 言

玉米是重要的粮食、饲料、工业原料和生物能源作物，在我国粮食安全和国民经济中有着举足轻重的地位。我国是世界上仅次于美国的第二大玉米生产国和消费国，近年来，随着畜牧业和新型加工业的迅猛发展，玉米的需求量日益增多，从发展趋势看，玉米深加工转化增长迅速，国内玉米供求将出现偏紧格局。为此，必须加快玉米生产发展，保障有效供给。

由于我国玉米种植面积增加的潜力有限，增加玉米产量主要依靠提高单产水平。目前，我国玉米单产与发达国家相比，还有一定差距，增产潜力较大。增产的有效途径是推广优质高产品种，普及以合理增加种植密度为核心的综合配套技术。但种植密度增加到一定程度后不可避免地导致群体内小气候条件恶化，个体发育受抑制。种植密度增加引起产量的变化抵偿不了每穗实粒数的减少，从而导致最终产量的下降。因此，培育穗粒数相对稳定的玉米优良品种，配套先进科学的栽培技术，对提高玉米单产具有

重要意义，而明确穗粒数形成的生理特性是重要前提。

笔者在中国农业大学农学与生物技术学院攻读博士学位期间，师从王璞教授，通过大量试验并汇集数据，从玉米小花分化、花丝生长发育、籽粒发育、物质生产、碳氮代谢等方面深入分析，揭示玉米穗粒数形成的生理特性。本书基于以上研究结果汇集而成，希望可以为玉米育种工作者和相关科研人员提供借鉴。

因笔者水平所限，书中不当之处请广大读者批评、指正。

著 者

2009 年 5 月

目 录

第一章 玉米穗粒数研究概况	1
第一节 玉米穗粒数研究背景	1
第二节 玉米穗粒数国内外研究现状	4
第二章 玉米穗粒数研究试验方案	22
第一节 玉米穗粒数研究大田试验设计	22
第二节 玉米穗粒数研究试验测定项目及方法	25
第三章 玉米产量与穗粒数及穗部性状的关系	32
第一节 玉米产量及产量构成	32
第二节 玉米穗部性状	38
第三节 玉米的收获指数和氮素收获指数	42
第四章 玉米小花分化、花丝生长发育与穗粒数形成的 关系	49
第一节 玉米小花分化及穗粒数的形成	49
第二节 玉米花丝及穗的生长发育	56
第五章 玉米的物质生产与穗粒数形成的关系	62
第一节 玉米的物质生产	62

第二节	玉米抽丝前后的作物生长速率	85
第三节	玉米籽粒形成的碳氮来源	89
第六章	玉米的碳氮代谢与穗粒数形成的关系	95
第一节	玉米植株体的碳氮代谢	95
第二节	玉米碳氮代谢的关键酶	118
第七章	玉米籽粒的早期发育与穗粒数形成的关系	125
第一节	玉米不同部位籽粒的早期发育	125
第二节	氮肥对玉米顶部籽粒早期发育的影响	138
第三节	同步授粉对玉米顶部籽粒早期发育的影响	150
第四节	玉米籽粒发育的关键酶	155
第八章	玉米穗粒数形成的生理特性	163
第一节	玉米穗发育及物质生产	163
第二节	玉米顶部籽粒的早期发育	169
缩略语		173
参考文献		174

第一章 玉米穗粒数研究概况

第一节 玉米穗粒数研究背景

一、玉米在国民经济中的重要性

玉米是重要的粮食、饲料、经济兼用作物，人均占有玉米的数量被视为衡量一个国家人民生活水平和畜牧业发展的重要标志。我国是世界上仅次于美国的第二大玉米生产国和消费国，年生产总量达到1.6亿吨，占粮食总产量的30%以上，其中，80%以上供作发展畜牧业的饲料（中国统计年鉴，2008）。据有关部门测算，我国2010年粮食需求总量中用于饲料的比例将从现在的30%增至35%，到2030年将继续增加到50%，其中，主要来源为玉米（佟屏亚，2004）。玉米不仅是重要的饲料作物，也是重要的工业原料和生物能源作物。目前，我国年生产淀粉1000万t，生产生物燃料酒精102万t，其主要原料均为玉米。随着畜牧业和新型加工业的迅猛发展，玉米的需求量日益增多。我国未来的粮食安全问题，将不是基本口粮的安全问题，而是饲料用粮和工业原料用粮的安全问题。发展玉米生产，大幅度增加玉米总产量对保障我国的粮食安全具有重要意义。

在我国耕地面积有限、玉米播种面积难以大幅度增加的前提下，提高玉米单位面积产量是增加总产量的唯一途径。玉米是丰产潜力很大的禾谷类作物，从理论上讲，其单位面

积产量可达 $52.5\text{t}/\text{hm}^2$ (孙本喆, 2003), 美国小面积产量已达到 $27.3\text{t}/\text{hm}^2$ 以上 (孙世贤, 2003)。近 10 多年, 我国玉米单产平均年增长率不仅低于发达国家, 而且低于发展中国家, 提高玉米单产还有相当大的发展潜力 (荣廷昭, 2003)。

二、玉米穗粒数对产量形成的重要意义

玉米产量构成 (单位面积穗数 $\times$ 穗粒数 $\times$ 粒重) 三因子中, 穗粒数是比较不稳定的一项因子, 受环境条件的影响而波动较大 (Hall *et al.*, 1981; Fisher *et al.*, 1984)。赵久然等 (1997) 研究指出, 就群体产量而言, 三因子的影响作用单位面积穗数 $>$ 穗粒数 $>$ 粒重。但就单株本身而言, 穗粒数比粒重更能影响产量。单位面积穗数在生产栽培中是比较容易调控的因子, 国内外报道的许多高产纪录绝大多数是通过增加穗数 (种植密度) 来实现的 (王忠孝, 1999), 如美国玉米高产竞赛中的玉米收获密度一般均在 $90\ 000$ 株/ hm^2 左右 (刘志全, 2004)。近年来, 玉米品种的改良导致种植密度的大幅度提高是玉米增产的一个重要原因 (郭玉秋, 2003), 但单纯依靠增加穗数来挖掘产量潜力会由于植株间的竞争受到很大的局限。当植株群体发展超过一定限度后, 由于群体内小气候条件的恶化, 个体发育受抑制, 穗数增加引起产量的变化抵偿不了每穗实粒数的减少, 从而导致最终产量的下降。因此, 如何在保证一定穗数的基础上稳定并充分发挥单株的生产潜力, 是现代玉米高产栽培的关键。

玉米穗粒数的多少, 取决于雌穗分化的总小花数, 受精的小花数以及受精后的小花发育为有效籽粒的数目 (王忠孝, 1999)。小花分化、授粉受精、籽粒形成和发育等一系列过程都有可能受到不利环境因子的影响。在逆境条件下,

玉米产量常随着穗粒数的降低而剧减。在极端逆境条件下，穗粒数甚至会降低至极限而造成空株现象。因此，明确玉米穗粒数形成的生理特性从而为合理调控提供理论依据具有十分重要的意义。

三、玉米穗粒数形成的生物学特点

玉米为雌雄同株异花授粉作物。雄穗抽出后 2 ~ 5d 为开花盛期，在外界温湿度适宜的条件下，昼夜均有花朵开放，但以上午 7 ~ 9 时开花最多，午后开花显著减少。雌穗抽丝一般比雄穗晚 2 ~ 5d。同一果穗抽丝的顺序为下部向上 1/3 处花丝先抽出，依次向下向上进行，顶部花丝抽出苞叶最晚（苏祯禄，1994）。花丝抽出后即可接受花粉，但接受花粉能力最强的时间为抽丝后 3 ~ 4d，7d 后接受能力下降，13d 后几乎丧失生活力（赵可夫，1982）。花粉散落在花丝上后，在适宜的条件下 10min 即开始发芽，30min 就能大量萌发形成花粉管，2h 后即可进入子房，抵达胚囊（王忠孝，1999）。在胚囊内释放出两个精子，其中，一个与卵细胞结合发育成胚；另一个与极细胞结合发育成胚乳，完成双受精过程。从花丝接受花粉到双受精结束一般需要 18 ~ 24h。受精后的小花经过一系列过程发育为玉米的籽粒，但并不是所有受精的小花都能发育为有效籽粒，部分受精小花在生长发育过程中停止发育而成为败育粒。因此，玉米穗粒数的多少，取决于雌穗分化的总小花数，受精的小花数以及受精后的小花发育为有效籽粒的数目。

第二节 玉米穗粒数国内外研究现状

一、玉米的总小花数研究现状

关于玉米雌穗分化的总小花数存在着不同的观点。一部分学者认为,穗原基是由不定分生组织形成的,在小穗小花分化期给予充足的养分、水分和温度条件,可以分化出更多的小穗和小花(赵可夫,1982)。鞠章纲(1983)认为,总小花数决定于两个方面:一是小花分化强度(平均日分化量);二是生长锥伸长至顶端分化终止时的总分化天数(分化持续期)。顶端分化终止后即发生小花退化,顶端分化终止期是小穗小花分化到小花退化的转折点。生产中通过积极的调控手段可提高小花的分化强度并使穗分化时间达到最大限度。Jacobs等(1991)报道逆境(氮缺乏、脱叶剂处理)条件下籽粒产量的下降与雌穗潜在小穗数(小穗行数、行小穗数)减少(25%)有关。Edmeades等(1979a)发现在密度为20万株/hm²时小穗原基分化时期缩短,每行分化的小穗原基数减少。Fussel等(1980)认为,小穗分化与分化所需的最小表面积有关,小穗着生密度是相对稳定的。

但另有一部分学者报道,小穗原基数目与密度(Ruget, 1989)和逆境胁迫无关(Otegui *et al.*, 1995a)。小穗数随供氮水平和密度的改变没有明显变化(Lemcoff *et al.*, 1996)。小穗分化强度和分化持续期主要受温度的影响(Otegui *et al.*, 1997),因基因型不同而不同(Edmeades *et al.*, 1993; Bassetti *et al.*, 1993a, b)。Allison等(1975)认为,小花原基最大数目虽然在不同品种间有很大的差异,但同一品种在

不同条件下的差异极小。Wilson 等 (1982) 也通过试验证实了小穗小花数的稳定性, 认为虽然小花数是形成穗粒数的基础, 但小花数主要受基因型制约, 是相对稳定的, 不受环境条件的影响, 不能通过增加小花数来增加穗粒数, 小花数不是限制穗粒数的主要因素。

唐祁林等 (1999) 从遗传角度指出杂交组合后代的小花数主要是由基因型决定的, F_1 代的多花优势与双亲的多花性呈高度正相关。黄瑞冬等 (1992) 认为, 雌穗小花数目之所以稳定, 可能是由于小花分化主要在于细胞的分裂和分化, 而这个过程又不需要较多的有机物质。

玉米雌穗分化的总小花数包括完全花和不完全花两种, 完全花和不完全花占总花数的百分率, 因品种和环境条件而不同 (王忠孝, 1999)。一般完全花占总花数的 85% ~ 95%, 不完全花占 5% ~ 15%。不完全花有畸形花和退化花两类。畸形花主要着生在穗轴顶端伸长的节位上, 这部分花分化较晚。一般在抽丝前 5 ~ 6d 处于小穗原基分化以及还没有进入小穗原基分化的小花, 易形成畸形花。退化花有三种类型: 一是柱头退化型, 有膨大的子房但无柱头; 二是雌蕊退化型, 没有子房; 三是子房发育停滞型, 子房小, 花柱短, 花丝不能伸出颖片。退化花主要着生在穗轴上端, 少数散布在完全花之间。抽丝前 2 ~ 4d 开始或未开始小花分化的小花易形成退化花。退化花占总花数的 1% ~ 4%。

据 Wilson (1982) 观察, 高密度群体的植株比低密度群体的植株花原基形成的完全花的数目较少, 并且有些小花在停止散粉前几乎抽不出花丝。Allison 等 (1975) 指出, 雌穗顶端的一些小花常常在进入性器官形成期以后败育, 在高密度下顶部败育的小花数显著地比低密度下的多, 此时如果营

养条件好，可以显著地增加可孕小花数，增加穗粒数。

唐祁林等（1999）指出，尽管一个品种雌穗分化的总小花数主要是由基因型决定的，但其育性却有很大差异。败育花和未受精花数目多少主要受环境条件的影响。穗粒数与穗花数无关，而与花丝抽出数和败育花数相关显著。与败育粒相比，花败育更易受环境因素的影响，后者的变异系数是前者的二倍（高学曾，1989）。郑卓琳等（1990）研究表明，总花数与完全花、完全花与总粒数呈高度正相关；总花数与有效粒也呈正相关。说明总花数增多，完全花数、总粒数及有效粒均相应提高。因此，培育多花性品种是提高雌穗结实潜力的根本，而配合高产栽培技术，提高有效结实率才能使雌穗固有的生产潜力得以充分发挥。

二、玉米的受精小花数研究现状

发育正常的完全花中，有一部分不能正常受精结实，称为未受精小花。未受精的完全花有三种：一是花丝没有伸出苞叶；二是雌雄穗花期不同步，花丝伸出苞叶时间太晚，雄穗散粉时间已过；三是花丝正常伸出，但未完成受精。

据王忠孝等（1999）研究，穗粒数与抽出花丝数呈极显著正相关。花丝抽出数与抽丝时的雌穗长度、干重、植株干重呈显著正相关。抽雄时人工拔去雄穗，可促使花丝伸长生长，有利于抽丝和增加穗粒数。Lee-MyoungHoon 等（1998）报道，花丝伸长速率与穗长、穗行数、行粒数呈正相关。花丝抽出后 2~4d 受精穗粒数最高，8d 后受精穗粒数明显降低。花丝伸长生长对环境条件比较敏感，在干旱或光照不足时往往停止生长或生长缓慢，造成花期不遇。改善抽雄前后的光照和营养条件，及时灌水，促使抽丝快而集中，可以增

加穗粒数。

玉米为喜温作物，孕穗期低温胁迫对雌穗伤害严重，对玉米籽粒产量的影响较大（张毅，1991）。孕穗期低温引起籽粒产量下降主要与穗的有效粒数下降有关（张毅，1994）。高温对雌穗的伤害程度轻于雄穗。Dupuis 等（1990）观察到雌穗小穗在高温胁迫下体内有热击蛋白的产生，对高温有一定的抗性，而花粉对高温胁迫较敏感，高温对授粉受精质量的影响很可能与花粉有更直接的关系。Herrero 等（1980）报道高温胁迫使花粉生活力下降，在花粉发育过程中温度的影响比水分更重要。Struik 等（1986）报道高温使花粉散落持续期缩短，散粉与花丝抽出的不协调性加剧。

水分胁迫对花丝的影响程度大于花粉（张维强，1993）。Westgate 等（1986）报道，花粉在很低的水势（ -12.5 MPa ）状况下可以正常完成授粉过程，而花丝水势降低至 -1.2 MPa 时则不能完成受精过程。植株叶片水势降低对花粉水势和散落后花粉的生活力影响很小，但可导致花丝水势降低引起表面性状改变，使花粉粒萌发受阻。花丝伸长受植株体水分状况的影响。Herrero 等（1981）报道，在穗位叶水势相同条件下，正常水分状况下生长的植株花丝伸长速率比水分胁迫下植株花丝伸长速率快。水分胁迫使花丝伸长受阻，抽不出花丝或抽出过晚，影响受精。水分胁迫除对花丝伸长有影响外，对子房也造成一定伤害（Westgate *et al.*，1989）。

雌雄穗花期不同步即雌雄穗开花间隔（ASI）影响玉米的产量（Struik *et al.*，1986），ASI 短的玉米往往高产（Bolaños *et al.*，1993）。当 ASI 从 -0.4 d （如极低密度条件下，玉米抽丝期早于开花期）增加到 10 d 时，每增加 1 d 产量下降 8.7% 。逆境因子如高温、干旱、长日照等常可导致 ASI

延长使穗粒数减少,进而影响到产量 (Buren *et al.*, 1974; Bertin *et al.*, 1976)。Hall 等 (1981, 1982) 指出,在水分胁迫情况下,ASI 延长会使晚抽出的花丝没有足够量的花粉供应,从而导致穗粒数下降。在极端逆境下,ASI 甚至会延长到花丝抽出时雄穗散粉期已过的严重程度,使雌穗不能正常受精造成空穗现象 (Otegui *et al.*, 1995)。但 Cárcova 等 (2000) 认为,籽粒败育的数目远远多于植株上未能接受到花粉的花丝数目,一般而言,玉米雄穗产生的花粉量远远多于雌穗花丝在最大结实率下所需要的花粉量,因此,在逆境胁迫条件下花粉有效性似乎并不是导致穗粒数减少的原因 (Cárcova *et al.*, 2002),相反,ASI 缩短的优势可能是增加了同穗或穗间子房授粉的同步性,从而提高穗粒数及籽粒产量 (Sarquís *et al.*, 1998)。

三、玉米的籽粒败育研究现状

受精后的小花能否发育为有效籽粒涉及籽粒败育的问题。受精子房一部分正常发育成为有效粒;另一部分在生长发育过程中停止生长发育而瘪缩,不能发芽或发芽率很低,成为败育粒。根据败育粒发生时期、形态和发芽率把败育粒分为两种 (王忠孝, 1986): 第一期败育粒,主要发生在籽粒形成期,出现在授粉后 13d 以内,成熟时为棕黄色颗粒或膜状物,干重在正常粒的 2% 以下,无发芽能力;第二期败育粒,主要发生在线性灌浆期的前半段,最大灌浆速度出现之日以前,即授粉后 14 ~ 24d,成熟时干重不足正常粒的 15%,多难以脱粒而失去经济价值。国外多把受精子房在籽粒形成阶段停止发育的归为败育粒,把灌浆中途停止发育的归为滞育粒 (Reed and Singletary, 1989)。

败育粒主要集中在果穗的顶部，造成顶部籽粒灌浆不充实或出现秃顶现象。顶部籽粒的败育与其所处的位势有关。果穗小花分化首先由中下部开始，然后向下向上分化，顶部小花分化最晚，花丝抽出也最迟（Tollenaar *et al.*, 1978a, b），由于分化上的滞后引发一系列发育生理上的滞后，在粒间营养竞争中处于劣势，在同样的供源水平下，中部籽粒表现出较强的生长势而顶部籽粒处于劣势，导致其败育（张风路等，1997）。小花抽丝不同步有可能在逆境条件下加剧（Basseti *et al.*, 1993c），短穗型杂交种抽丝同步性相对较高，败育粒较少（Lafitte *et al.*, 1995；Otegui *et al.*, 1997）。

籽粒败育与同化物供应不足有关（Boyle *et al.*, 1991；Schussler *et al.*, 1991）。据王忠孝等（1986）试验，阻止中下部小花授粉，顶部受精小花均可发育为饱满的正常粒。Hanft 和 Jones（1986a, b）发现，将顶部籽粒离体培养可获得比大田果穗顶部更大的粒重。但相反观点认为，有机营养和矿质营养的供应并非籽粒败育的直接原因。王强生等（1985）发现，穗位叶鞘、节间在抽丝后 7 周内可溶性糖浓度均在 20% 以上，显示供源充足；穗轴上端的蔗糖浓度及可溶性糖含量在籽粒充实后期高于穗轴下端。Reed 和 Singletary（1989）发现，籽粒败育前后的有机养分的质量浓度无明显差异。Mozafar（1990）和张风路等（2001）对秃尖和正常果穗矿质元素质量浓度的分布情况进行了研究，发现矿质元素的质量浓度在同一时期的不同部位间及不同类型品种的相同部位间差异不显著。

此外，果穗输导系统的发育程度及运输效率与籽粒败育也有一定的关系。果穗下部维管束条数多，面积大，顶部明显减少，败育粒小穗柄维管系统发育差，其截面积明显小于

中部正常籽粒，营养的向顶式运输经由中下部籽粒的养分截留不利于顶部籽粒获取充足的营养（张风路等，1999）。但也有相反观点认为，败育类型果穗顶部的单个维管束面积小但条数多，正常类型顶部单个维管束面积大但条数少，维管束系统在两种类型果穗顶部均发育到位，由此推断顶部籽粒的败育并非由输导系统的原因所致（王纪华，1994）。

籽粒败育与品种的遗传特性有关。一般中晚熟多花品种的籽粒败育率较高，中早熟少花品种较低。籽粒败育受环境条件的影响。种植密度、土壤肥力、水分状况、温度等都影响败育粒的多少。密度过大，肥力不足，花期和灌浆期高温干旱等都使败育粒数大量增加。

籽粒败育受水分胁迫的影响除与低水势引起的光合作用受阻，同化物积累减少有关外，还与子房的代谢水平降低，对有限蔗糖的利用率下降有关（Schussler *et al.*，1995）。Edmeades 等（1993）报道，子房在受精后的最初几天内重量大约只有 1mg，生长缓慢，子房生长和籽粒发育所需要的同化物量很容易得到满足，即使水分胁迫植株体内也有一定的同化物积累，但其子房在受精后数日内仍然导致败育。Schussler 等（1991b）发现水分胁迫植株的离体子房对蔗糖的吸收和水解能力较正常生长植株的低。当水分胁迫植株叶片水势降低到对光合作用产生抑制作用时，子房水势也会降低到影响细胞分裂、生长和同化物代谢的程度（Boyer，1973；Nicolas *et al.*，1985）。

籽粒发育的最适温度为 30℃。Jones 等（1984）指出，在籽粒形成期低温（15℃）降低了胚乳细胞的分裂速度并使灌浆速率大为下降；而高温（35℃）则严重影响胚乳细胞分裂，造成库容不足及代谢上的紊乱而最终败育。Chieikh 等