



· 译 文 集 ·

玉 米 生 理

山东省农业科学院玉米研究所编译
上 海 · 科 学 技 术 出 版 社

玉 米 生 理

(译 文 集)

山东省农业科学院玉米研究所 编译

玉米生理

(译文集)

山东省农业科学院玉米研究所 编译

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

新华书店上海发行所发行 上海市印刷四厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 8.5 字数 186,000

1982年11月第1版 1982年11月第1次印刷

印数: 1—3,600

统一书号: 16119·750 定价: (科五) 0.97 元

目 录

玉米植株的分布、密度、方向、光照与不同基因型的 关系.....	(1)
变更光周期或温度诱导开花时间的改变对与玉米产 量有关的特性的作用.....	(10)
玉米光合的杂种优势.....	(21)
在营养生长早期和抽丝期去叶对玉米生长的影响.....	(29)
植株密度对玉米果穗的分化和生长的影响.....	(40)
赤霉素处理对玉米雄穗的作用及诱发雌性小穗.....	(50)
玉米的顶端优势、水分亏缺和腋生花序的生长:脱落 酸的作用.....	(59)
水分亏缺与玉米花序的发育——正在发育的雄穗的 作用.....	(76)
玉米多育性生理生态的研究: I. 单果穗、双果穗和 三果穗植株之间在干物质积累方面的差别.....	(84)
玉米多育性生理生态的研究: II. 多果穗和单果穗 型杂交种之间在干物质积累方面的差别.....	(96)
玉米多育性生理生态的研究: III. 第二果穗的表现和 某些生理生态特征之间的关系.....	(105)
多育玉米和非多育玉米对生长调节化学药剂的反应.....	(119)
玉米和高粱叶鞘、茎、穗的光合速度研究.....	(132)

关于玉米干物质生产的研究: I. 种子重量对初期生	
长的影响·····	(141)
关于玉米干物质生产的研究: II. 叶片光合功能与干	
物质生产的关系·····	(152)
关于玉米干物质生产的研究: III. 玉米不同生育时期	
光合因素的变化及其相互作用·····	(162)
关于玉米干物质生产的研究: IV. 群体内部的光照条	
件和群体消光系数·····	(175)
玉米开花后植株密度对干物质生产和分配的影响·····	(188)
由 ^{14}C -同化产物的运转看玉米主茎与分蘖的关系·····	(196)
发芽玉米中氨基酸的变动·····	(211)
玉米根系对氮的吸收和同化·····	(225)
玉米籽粒的氮贮库与植株生产率的关系·····	(233)
作物的物质生产与水: I. 玉米叶子的光合与蒸腾的	
关系·····	(247)
玉米根系机能状态与重氧水进入的相依性·····	(260)

玉米植株的分布、密度、方向、 光照与不同基因型的关系

关于玉米植株的分布和密度问题，必须从叶子冠层的几何学研究开始。我的意思是：我们如何在一块土地上排列玉米叶子，以截获和利用光能。这个问题涉及到叶面积，叶子角度，行距，株距，植株的方向，光照强度，纬度，气候，以及全年不断变化着的日照长度。还有一些因素，其中有的我已在几篇文章中谈到过。牵涉到九种以上的因素，这可不是一个简单问题。所以，我今天不打算对所有问题都给以明确的答案。我之所以不能令人满意地解答这些问题，是因为我们农学家做的试验很多，而理论工作太少。在我的书桌上放着一张卡片，上面引用着 W. Whiteman 的话：“没有事实根据的理论就是幻想，而事实没有理论就是一潭浑水。”在我们的课题范围内，就恰似浑水一潭！

现在人们常常谈论能源。而玉米只有一个能源——太阳。光这种形态的能量总是限制着产量。在环境条件中能够利用的光越多，玉米产量就越高。在田间，玉米植株往往光照不足。常有人认为，玉米只能转化一小部分光能，所以有效光量就不成其为一个问题。这是全然不对的。显然，许多因素，例如温度、 CO_2 浓度、水分、养料都影响光能利用效率，但这并不能改变光能的根本重要性。光能，这是最重要的。

玉米冠层的主要作用是截获光能。照射到地面的光都被浪费掉了，更糟的是加速了杂草生长。图 1 表示典型的玉米

植株的叶面积与采光的关系。这张图是这样绘制的：在加利

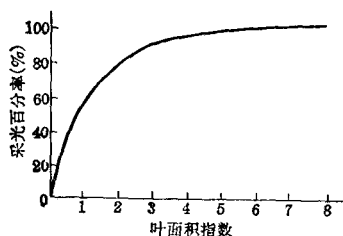


图 1 玉米叶面积指数与采光效率的关系。

福尼亚州种杂交种 Dekalb 805, 根据它的叶子生长状况用模拟计算机进行计算, 根据计算数字绘图。并假设在北纬 40 度, 时间是 6 月份, 从黎明到黄昏全天都是阳光灿烂的晴天。这既与中午观察玉米田不同, 也与在地面

测定阳光照射到地面的面积不同, 每天早晚接受的光较多, 同一冠层越往北, 接受的光也就越多。

去年夏天我在肯塔基州用 Pioneer 3369 A 作试验, 密度相当于 18000 株/英亩, 充分浇水施肥, 小区的叶面积指数 (LAI) 达到 4.0。注意图中, LAI 为 4.0 时, 接受的光照约为 95%。在肯塔基州密度达到 24000 株/英亩时, 田间没有杂草。这足以证明, 照射到地面的光不多。

这个模拟图假定植株分布均匀。十分明显, 如果你不断加宽行距, 则照射到地面的光就越多, 但是截获的光则减少, 光合作用和产量便直接遭受损失。关于植株分布, 人们可以提出一些笼统的看法, 认为最好的分布方式是六角形或等距离, 然而你不妨选择这种方法试一试。对玉米来说, 这并不是一个很实用的种植方式。所以真正的问题是当植株分布偏离等距离时将会减少多少产量。这个问题又决定于植株多高, 密度多大, 纬度如何, 以及叶子长度和叶子角度。

没有对种植方式进行过研究的人, 包括许多注意到边行优势的机灵的农民, 都曾经试图创造出一些复杂的种植方式。那就必须有一种方法, 使所有的行都成为边行。这只是一种空

想,正如那些聪明的青年人试图发明永动机一样。想搞这种试验的人,差不多有半数得到了肯定的结果,并打算再花几年时间重复这种试验。如果你运气好,和我一样幸运,你将得到略微减产的结果。数学规则指出,对某一个固定的群体来说,无论你采用什么办法增强植株一边的光照,则另一边的光照必然减弱。

同一类数学规则又告诉我们,当叶子接受的光照尽可能均匀时,光合作用最强。光照强度对光合作用的影响,并不是直线形的,而是一条有高峰的曲线关系,正如肥料对植株生长的作用一样。把一定数量的光平均分布在两片叶子上,比不平均分布时光合作用强。对一定的基因型和群体来说,植株分布得越均匀,叶子接受的光照也就越均匀。所以降低光照均匀程度的任何措施,都会使光合作用和产量降低。

人们常想设计出这样的玉米植株,在一种种植方式中,它能忍耐极不均匀性,而又不影响冠层的光合作用和产量。如果你想证明窄行的重要意义,那你就采用矮秆品种和高密度种植,并且尽可能到南方去种植。这确实是一个重要的研究领域,因为这将达到高产低耗,但其效果很小,甚至难以在田间进行试验来验证。

玉米冠层的主要作用是接受光照,但这并不是其全部作用。光被截获后,必须尽可能地被利用,而这就是叶子角度的作用了。平展叶采光效率最高,但利用效率最低;直立叶采光效率最低,但利用效率最高,如图2所

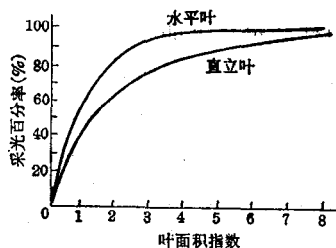


图2 水平叶(H)与直立叶(15°)植株的采光状况(计算值)。

示。如果叶子角度为 15° ，则叶子之间和茎都不会过分严重地遮光，因此选用了 15° 的角度进行模拟。任何一种实际的玉米冠层的曲线会介于这两个极端之间，并且每种叶子类型也必然有些差别。此处应注意的是，平展叶截获了光照的 90%，而直立叶仅截获了 75~80%。

图 3 表示两种冠层的光能利用效率——表观光合作用的计算数值。LAI 低时，平展叶最好， 15° 的叶子虽然效率较

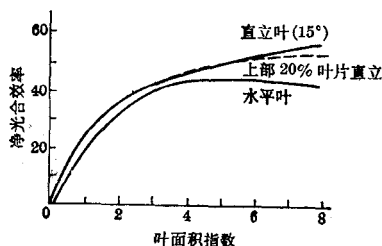


图 3 水平叶、直立叶 (15°) 与上部 20% 的叶子直立、下部 80% 叶子水平的冠层的净光合效率 (计算值)。

高，但不足以补偿它所浪费的光照，当 LAI 在 3.5 左右时才赶上来。今年夏天我栽培的玉米密度为 16000 株/英亩，叶面积指数就是 3.5 左右。要牢记，所有的玉米才出苗时，LAI 都是 0，所以在营养生长阶段，直至冠层充分发展

以前，平展叶比 15° 的叶子好，况且前期生长是相当重要的。

许多考虑过叶子角度的人都提出了这样的见解：理想的植株必定是下部叶子平展，上部叶子直立，但两者之间最适宜的比例却随密度而异。似乎没有希望培育出叶子角度不同的基因型来适应不同的密度。

在写本文时我逐渐明白了，这是完全不必要的。为什么我们要固守这样的概念？难道我们不可以有上部叶子下垂的冠层吗？第三条曲线就是假设下部 80% 的叶子平展，上部 20% 的叶子直立的状况。在合理的最大叶面积指数的情况下，这与 15° 的叶子冠层一样好，而对于实际可行的 LAI 值

(2.5~5.0 米)来说,它比直立叶和平展叶都好。

如果你看一看不同的玉米基因型,就会发现许多基因型的上部叶子都明显地近乎直立角度,因为这些叶子都无力地下垂着。一个典型的玉米植株,最上部叶子的整个叶片都下垂,第二片叶子较短的部分下垂,而较长的部分从茎上伸展开。而下面的一片片叶子不弯曲的部分越来越长,不大下垂。所以,许多玉米基因型的叶子与我们的计算并表示于图 3 中的状况完全相似,效率相当高。因为玉米植株已经很接近于理想的叶子角度,所以在我看来,设法改变叶型比例,似乎比到世外试图重新设计整个玉米植株更为明智。

前图中, LAI 为 4.0 时,所有的光合曲线都变得相当平直。如果在 3.5~4.0 以后再增加叶子,改善冠层的光合作用,即使情况最佳,进展也是相当慢的。

图 4 表示去年夏天我种植的玉米的状况,画曲线时我加上了一点猜想。试验种为 Pioneer 3369

A, 4 种试验密度: 6, 12,

24, 48 × 1000 株/英亩, LAI 分别为 1.5、3.0、4.7、8.0。除去籽粒产量以外,我还观察了茎中可溶性固体、穗中部粒重、空株、叶面积等项目,试图了解在这些密度下发生了什么情况,为什么发生这种情况。下面三个图表示了这条曲线的三个不同部分,以说明为什么这条曲线会如此这般。

图 5 表示的是 0~6000 株/英亩的密度,在这些群体内株间竞争相当弱,所以产量主要与株数相关,株数越多,产量越高,呈直线关系。然而其中有许多令人感兴趣的事情。每英

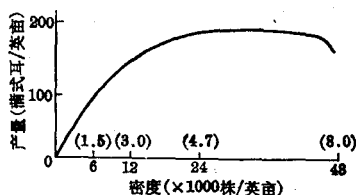


图 4 灌溉玉米籽粒产量-群体曲线(括号内为叶面积指数)。

亩 6000 株密度时的产量为 85 蒲式耳，比全州的平均产量还高。只有一半植株结双穗。

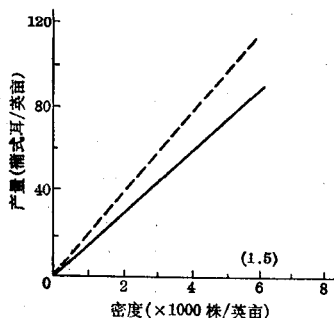


图 5 图 4 中的直线期。断线为估计能达到的产量。括号内为叶面积指数。

许多植株茎中不积累可溶性固体，并且穗中部粒最重，说明灌浆良好。如果所有的植株都如此，则产量将达到 108 蒲式耳，即超过玉米带任何一州的平均产量。显然，这个杂交种并不是为 6000 株的密度培育的，断线部分表示该杂交种还有改良的余地。潜力就在那里，只是粒

数在减少。可供灌浆的粒数和植株的灌浆能力，这两者中任何一项都是限制单株产量的因素。在我们的条件下，密度很低时，总是单株粒数限制产量。

图 6 表示 6000~24000 株/英亩的密度范围，LAI 是 1.5~4.7 时的状况。此处情况发生了变化，单株产量下降，而单位面积产量上升。单株产量降低是因为每株获得的光能少；单位面积产量增加，是由于每英亩获得的光能增加，从而总光合增强。回头来再看看图 3，当 LAI 为 3.5~4.5 时，每英亩的光合产物增加了。这里发生的就是那种情况。

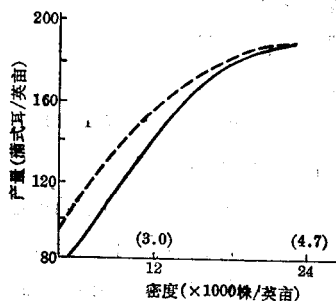


图 6 图 4 曲线中的第二期，从本身遮光至截获光照的 100%。断线为估计的产量潜力。括号内为叶面积指数。

如果这些数据能表示出产量会达到多高的程度，则增产将会更显著。我们看，在 6000 株的密度下，限制产量的因素是粒数，而不是植株的灌浆能力。密度为 12000 株时情况完全与此相同，植株都是单穗，茎中存有可溶性固体，穗中部粒最重，这说明产量受粒数的限制而不受灌浆能力的限制。于是我画了一条断线，来表示如果一个品种能使它的粒数与环境相适应，产量有可能达到多高的水平。在 24000 株的密度下，可溶性固体减少，穗中部粒重降低了 15%。由此显而易见，在这种密度下植株正使出浑身解数，产量受灌浆能力的限制，而不受粒数的限制。换言之，产量受每英亩光合产物的限制。

图 7 表示产量曲线的其余部分，这是围绕着两个点画的一大段曲线。我确信，密度从 24000 株增加到 48000 株，LAI 从 4.7 增加到 8.0，单位面积上的光合产物并未增加，因而曲线是平坦的，或许中间稍为隆起，但并不多。48000 株的密度比 24000 株的密度减产 30 蒲式耳，约为 16%。其原因十分明显，我

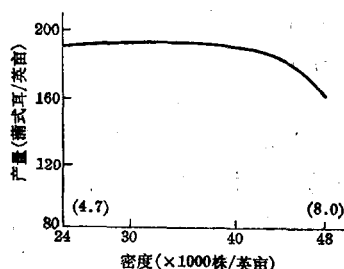


图 7 图 4 中曲线的平坦部分，即发生空株的时期。

观察到的空株数据表明，随着密度增加，空株迅速增加，在其他试验中成对数增加，这就是我所画的曲线骤然中断的原因。总而言之，我认为这段产量-群体曲线应分作两段：一段接近于水平，另一段下降，从空株开始成为一个因素时为转折点。

我认为这是密度与产量曲线的一般特征，开始是直线期，

产量与密度成比例增加;然后是单株产量降低、单位面积产量增加一直达到高峰的时期。当群体的 LAI 达到 4.0 左右时,即发生这种情况。接下来是近乎水平的时期,持续到空株开始成为一个显著因素时为止。之后,群体产量下降。这条曲线是根据这样的假定而画成的:该基因型在 LAI 为 4.0 时能够产生出足够的粒数。

产量-群体曲线有一段较长的平坦部分,这是毫不足怪的,因为这种现象在其他籽粒作物中也屡见不鲜。例如我从资料中看到,大豆的密度增加 10 倍,而产量并不增加;虽然株数多得多,但株数的增加被单株产量的降低抵销了。还有小麦、大麦、燕麦、高粱,我也曾看到过类似的情况。玉米与其他籽粒作物不同,单株粒数的伸缩性太小,当密度增加时,穗的体积逐渐下降,到一定密度之后,突然完全不结粒。如果玉米粒数平稳地下降至每株 5~10 粒,则群体-产量曲线会更长更平直。

这绝不是说,玉米的群体-产量曲线都和图 4 一样有一个平坦的高峰。密度低时也可能有空株,甚至 LAI 在 4.0 以下的密度中亦然。可以预料,在水肥成为限制因素时,或者光照弱时,基因型容易空株时,情况就是如此。相反,当水肥充足、光照良好时,高峰期可能更长些。在内布拉斯加、堪萨

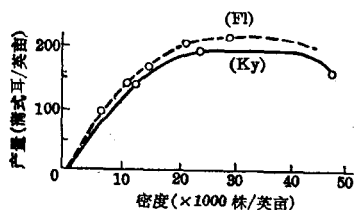


图 8 同一品种在佛罗里达(F1)和肯塔基(Ky)的产量曲线的比较。

斯、佛罗里达和加利福尼亚州的灌溉地区,常常看到这种情况。但我认为佛罗里达州的许多玉米还未曾达到过高峰期。

图 8 比较了我在肯塔基州和佛罗里达州的几个

试验结果。用的品种相同,但在佛罗里达的生长状况远远赶不上在肯塔基的,所以我无法知道这一假设的精确程度。但无论如何,总的状况是一致的,而我的兴趣仅仅在于相关关系的特征。在佛罗里达的试验,施肥量很大,并且严格控制浇水量,一有需要就浇水,简直可称之为逐日灌溉。密度最高时产量降低,出现6%的空株。就我所知,这是佛罗里达州迄今未曾有过的最高纪录。

总而言之,我试图把试验结果、计算机模拟和生理学观点结合起来,从理论上弄清玉米密度、种植方式和籽粒产量之间的关系。

译自《美国第二十七届玉米高粱研究会议会刊》
p.159~167。原作者: Duncan, W. G., 山东省农业科学院玉米研究所高学曾译。

变更光周期或温度诱导开花时间的改变对与玉米产量有关的特性的作用

摘 要

提高温度或缩短光周期使玉米 (*Zea mays* L.) 开花日期提前, 以便研究缩短营养生长阶段的长度对开花时的叶面积、雌小花数和籽粒灌浆期的长短所发生的作用。两个单交种的植株在果穗开始发育前, 生长在温度为 20 或 25°C、光周期为 10 或 15 小时的环境中; 在果穗开始发育后, 把它们转移到相同的环境中, 即每天 14 小时的光周期, 温度在有光时为 23°C, 黑暗时为 19°C。

提高温度缩短了从播种到果穗开始形成和从果穗开始形成到抽丝的间隔时间, 而减少光周期只缩短从播种到果穗开始形成的时间。由于温度的提高使叶片长得小, 而光周期的缩短又使形成的叶片比较少, 因此, 使每一植株的总叶面积减少。温度的提高使总叶面积和从播种到抽丝的时间按同样比例发生改变, 而光周期的减少使叶面积的变化程度, 要比从播种到抽丝之间时间的变化程度为大。果穗上每一行的小花数受温度或光周期的影响很小; 小花开始出现的速度不受光周期的影响, 但温度能使其提高。部分植株过早死亡, 显然是由于维持植株生活的同化物不足而造成的。在这些早死植株的谷粒中, 标志籽粒成熟的黑层形成得早于其余正常植株的籽粒。正常植株在果穗开始形成前的一段时期, 无论是提高温度, 或是增加光周期, 都只使从抽丝到黑层形成的天数略有减少。

使玉米(*Zea mays* L.) 籽粒灌浆的同化物大部分是在开花后积累的。在生长季节短的区域, 如北美洲玉米带的北部和中非洲的大部分地区, 营养生长阶段的缩短, 能使开花后的同化作用时间较长, 因此, 也就有可能使籽粒增产。另一方面, 在开花时每一植株的叶面积将因较早开花而减少; 在开花前果穗发育时期的缩短, 会减少籽粒随后的库容量(Bingham, 1972)。某些学者已发现, 抽丝前时间的长短与从抽丝到籽粒成熟之间的时间的长短是相关的 (Wilson, 1973; Daynard 和 Kannenberg, 1976)。这种相关, 无论是生理上的还是遗传上的, 对于培育营养生长阶段, 缩短而籽粒灌浆时期又不缩短的栽培品种都会有阻碍。

本文叙述的试验, 是为了在两个单交种内研究因光周期或温度的改变使营养生长阶段长度发生的变化, 对于开花时的叶面积、每一果穗的小花数和籽粒灌浆时期的长度所起的作用。在玉米中, 光周期的减少使开花加速, 并使叶片数减少。高温加速开花, 但通常使叶片数增加(Chase 和 Nanda, 1967; Hesketh 等, 1969; Hunter 等, 1974)。高温使果穗开始形成的时间提前(Siemer 等, 1969)。在我们的研究中, 光周期和温度的处理只好在小生长室中应用, 而且它们只对小植株的营养生长阶段早期起作用。

材 料 和 方 法

本试验是 1973~1974 年在加拿大安大略省葛尔弗(Guelph)大学作物系进行的。两个栽培品种 C 和 A(表 1)的植株单株种植在花盆内, 花盆的直径为 19 厘米, 深度为 25 厘米, 内填煨烧过的粘土。起初每天浇水一次, 后来每天浇两次

营养液(Tollenaar 和 Daynard, 1978a), 浇的量要足以使营养液能往外流的程度, 每星期用水冲洗一次。

用两个生长室(型号: PGW36, 加拿大曼尼托巴、温尼伯控制环境有限公司出品)作为试验起初的环境(表 1), 植株从播种到果穗分化开始前生长在这个环境中。这两个生长室起初用低温处理, 分低温短光周期和低温中光周期; 后来用高温处理, 分高温短光周期和高温中光周期。室内的温度保持恒定。生长室每天用光度强的日光灯加白炽光照明 10 小时, 对于光周期较长的处理, 在强光照明之后接着再照 5 小时的弱白炽光(表 1)。

表 1 试验的细节

栽培品种:

1. Harrow 691, 加拿大单交种(C)。
2. Pioneer 3369A, 美国玉米带单交种(A)。

起初的环境(生长室):

1. 20°C 的低温; 10 小时的短光周期(LS)。
2. 20°C 的低温; 15 小时的中光周期(LM)。
3. 25°C 的高温; 10 小时的短光周期(HS)。
4. 25°C 的高温; 15 小时的中光周期(HM)。

光子流密度: 在植株上面, 每天照射 10 小时, 光子流密度为每平方米每秒 500~550 微爱因斯坦; 只有中光周期每天多照 5 小时的弱白炽光, 光子流密度增加 4 微爱因斯坦/平方米/秒。

后来的环境(大生长室):

光周期: 14 小时。

光子流密度: 植株在灯下的距离分别为 50、100 和 150 厘米时, 光子流密度分别为 480、440 和 380 微爱因斯坦/平方米/秒。

温度: 在照光期时约为 23°C, 在 10 小时的黑暗期约为 19°C。

对在起初的环境中生长的每个植株定期进行详细调查,