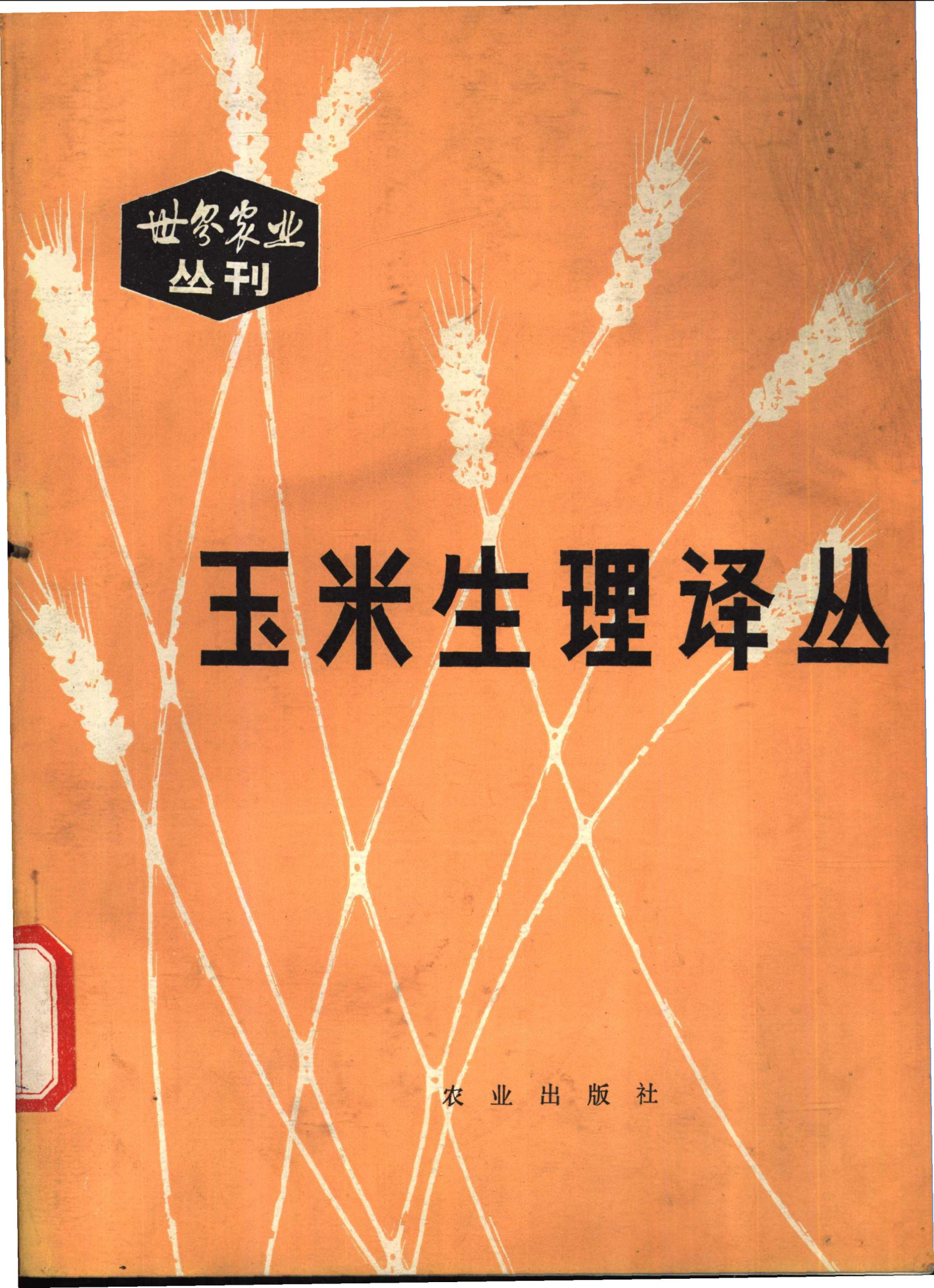




世界农业
丛刊

玉米生理译丛

农业出版社

玉米生理译丛

顾慰连 高学曾等编译

农业出版社

《世界农业丛刊》

玉米生理译丛

顾慰连 高学曾等编译

农业出版社出版（北京朝内大街130号）
新华书店北京发行所发行 天津红旗印刷厂印刷

787×1092毫米16开本 7.75印张 170千字

1979年10月第1版 1979年10月天津第1次印刷

印数 1-12,000册

统一书号 16144·1925 定价 0.68 元

内 容 简 介

本书辑译了玉米生理方面的论文二十篇，其中W.G.邓肯的《玉米生理》选自伊文思主编的《作物生理学》一书；有关生育期光合作用、呼吸能力、养分吸收、干物质生产等四篇选译自日本玉米营养生理研究报告。关于叶、根、茎等在生长发育期生产干物质的作用；不同期限水涝条件对生理上的影响；氮、磷、钾肥料对茎秆质量和籽粒产量的关系等篇，分别选译自美国《农学杂志》和《作物科学》以及苏联的《植物生理学》。本书可供农业科技人员和教学人员参考。

目 录

玉米生理学.....	W.G.邓 肯 (1)
玉米实际和有效灌浆期的长短与籽粒产量的关系.....	T.B.戴纳德等 (18)
玉米种植密度对于与遗传性增长有关的农学特性的影响.....	R.H.默尔等 (23)
玉米生育期间同化产物与养分吸收的研究.....	石塚喜明等 (29)
玉米生育期间光合作用的变化.....	田中明等 (36)
玉米生育期间呼吸能力的变化与干物质生产的关系.....	田中明等 (41)
在干物质生产中源 (source) 和库 (sink) 相对意义的分析.....	田中明等 (46)
叶面积系数和光照与玉米产量的关系.....	C.E.斯卡斯布鲁克等 (52)
在玉米不同发育阶段进行遮光处理对产量的影响.....	E.B.厄尔利等 (57)
玉米的干物质积累对去叶的反应.....	P.N.埃格夫巴等 (64)
去叶对适于北方玉米带的玉米杂交种的作用.....	D.R.黑克斯等 (69)
叶角度、叶面积与玉米产量.....	S.R.温特等 (75)
在田间条件下玉米根系的发育和分布.....	D.B.蒙戈等 (81)
玉米缺水时光合作用对产量的调节作用.....	H.G.麦克佛森等 (88)
氮、钾对玉米产量的影响.....	И.Б.莫索洛夫等 (95)
施用氮、磷、钾肥对玉米茎的质量、性状和产量的影响.....	J.M.阿诺尔等 (97)
不同期限水涝对玉米植株的 C^{14} —蔗糖分配的影响.....	Г.А.涅赤波连科等 (103)
水涝条件下玉米植株中蔗糖— C^{14} 的分布与转化.....	Г.М.格里涅瓦等 (106)
在水涝条件下玉米植株中腺甙激酶的活性.....	M.A.罗奇奥诺瓦等 (110)
茎秆坚韧的玉米综合种群体的二氧化碳交换速度与植株性状的关系	T.M.克罗斯比等 (115)

玉 米 生 理 学

W. G. 邓 肯

玉米 (*Zea mays* L.) 通常列入禾本科玉米族玉米属, 是该属中仅有的一个种。玉米族只有 8 个属, 其中 5 个属起源于亚洲, 3 个属起源于美洲。美洲的另外两个属: 类玉蜀黍属 (*Euchlaena*) 和摩擦禾属 (*Tripasacum*), 比亚洲的属更象玉米, 因而有的作者赞成把类玉蜀黍属重新划入玉米属。韦瑟瓦克斯和伦道夫 (Weatherwax & Randolph, 1955) 相当详细地论述了这些属之间的相互关系。虽然玉米可以与摩擦禾属 (*Tripasacum*) 杂交, 并且在特殊条件下也已成功, 但不能认为这样的杂交就影响了玉米的演化。玉米可以与类玉蜀黍很容易地进行杂交, 并且杂种是可育的。因而大多数玉米品系都可以表现出具有类玉蜀黍的部分遗传基础。这种种质渗入及通过同系交配可以恢复的能力证实了早先的假设, 即玉米来源于类玉蜀黍与另一个或另一些禾本科植物的杂交种。

玉米的起源还是个秘密, 因为至今还未曾找到它的野生祖先。除非在人类的栽培条件下, 现在还没有发现能保持二、三代以上的玉米品种, 因而这个秘密就更难揭开了。它的籽粒附着在穗轴上, 并被苞叶包裹着, 因而没法散开。因此, 落在地上的果穗只能长成一丛十分拥挤的植株, 以致不能产生生活力强的籽粒。

1954 年揭示了玉米起源的一点秘密, 据巴洪 (Barghoorn) 等报道, 在墨西哥城 70 米以下的岩芯中 (据判断为 8 万年以前的地层), 鉴定出了玉米花粉。这一鉴定并未被人们确认, 如果认为确凿无疑的话, 那末, 玉米祖先就是一种野生玉米, 而不是他种植物的杂交种。还可以断定, 玉米起源于美洲, 并且先于人类而出现在地球上。考古学的研究还发现了古代的玉米残体, 从而进一步补充了上面的结论 (Mangelsdorf 等, 1964); 同时还可确定, 栽培类型要追溯到公元前 3000—5000 年。曼格尔斯德夫 (Mangelsdorf, 1965)、韦瑟瓦克斯 (Weatherwax, 1954) 和加林诺特 (Galinat, 1971) 论述了玉米的起源。菲楠 (Finan, 1950) 评述了早期植物志上有关玉米的资料。

玉米列于小麦、水稻之后而为世界第三重要作物。它直接供人类做食品, 并且还是动物的精饲料。其所以显得很重要是由于它具有很大的生产能力, 并且能在极为广泛的环境中生长。从降雨量少至 25 厘米且不灌溉的地区到降雨量高达 500 厘米的地区, 从海平面平地到海拔 4000 米的安第斯山区, 玉米都能够生存。

由于玉米的类型、品质和生长习性多种多样, 就更增强了它的应用价值。单就籽粒的大小而论, 极端不同品种的正常籽粒就相差五十多倍。籽粒从硬而透明到软而粉质, 变化多端, 并且粒色多种多样。成熟时的株高, 有的主茎低于 60 厘米, 只有 8 片叶子; 而有的却高达 7 米, 有 48 片叶子。至于果穗长成后的大小, 某些矮生爆裂型品种, 只比

人的拇指稍大点，而加拉（Jala）品系的果穗巨大，几乎长达一米。生育期有的是3个月，而在某些海拔高的地区则长达1年以上。

由于品种间差异很大，植物学家早先曾试图把玉米划分成许多亚种（genus），但没被广泛应用。洛克菲勒基金会（Rokefeller Foundation）曾倡导将中南美主要玉米生产国的许多玉米品种划分为具有相同特征称作“亚种”（race）的若干类群，其中介绍了250多个（Grant等，1963）。

玉米亚种（race）的形成大概是至少1万年以来人工选择的结果。玉米改良和多样化的部分成绩，无疑是哥伦布之前中南美的先进栽培者精心选择的结果，他们到处大量种植玉米做为粮食来源。但玉米野生种的最初改良，一定是原始人按照我们未知的标准进行选择而成功的。

不管玉米的野生祖先是什么样的，它的两个特性说明，正如其他谷物一样，它大概起源并生存于干湿季节交替的地方。玉米不耐阴，所以不象是从林荫下演化而来；但它又不适于干旱条件，其旺盛生长期必须与降雨充沛期相重合。一般认为玉米起源于墨西哥的可能性最大，那里就是干湿季节交替的地方。

大多数栽培玉米可分为三类——马齿型、硬粒型和软粒型（或粉质型）。其他较少的类别是腊质玉米、甜玉米和爆裂玉米。马齿型玉米在美国和墨西哥北部种植最广（Berger，1962）。安德森（Anderson）和布朗（Brown）认为，现代的马齿型玉米是在18—19世纪把北方硬粒型玉米和南方的白马齿型玉米精心杂交而成的（1964）。硬粒型玉米在欧、亚和中南美洲占优势（Berger，1962），粉质型玉米在南美和南亚有些种植。甜玉米主要在美国种植供人们消费之用。甜玉米与马齿型玉米的差别仅仅是具有一个隐性基因，它阻碍籽粒中的蔗糖转化成淀粉（Neuffer等，1968）。爆裂玉米几乎完全局限在美洲大陆，它不是一个玉米类型，而只表明它是籽粒加热时啪啪作响的一种玉米。它完全供人食用。腊质玉米是东亚种植的品种，在美国作为工业原料。其特征是胚乳中支链淀粉含量很高，从而可使由它制造的淀粉具有较好的胶粘作用（Neuffer等，1968）。

种 子 萌 发

据萨斯（Sass）报道，他观察的大多数玉米品种，在种子里有五片胚叶（1951），这是植株分化成之后主茎上最少的叶数。这个数字并不包括变态的第一片叶——盾片，它是从胚乳中吸收生长原料的器官。盾片附着在胚乳上，其后真叶便与种子的最长侧轴成垂直方向。

玉米种子的萌发与其他许多禾谷类作物相同，只是它的胚和胚乳较大。由于不存在着萌发的抑制作用，所以在潮湿条件下籽粒成熟之后，在植株上便会发芽。波诺雷特（Poneleit）和汉密尔顿（Hamilton）在无菌琼脂上培养籽粒，在进入齿状阶段之后不久就发芽了。也有少数人曾试图在初冬播种玉米，期望春天早发芽，但无显著成效；尽管也反复观察到，把整个果穗同时埋入土内，在春天土壤温暖时几乎全部能够发芽。

由于胚乳和胚较大，因而有些品种能在深播下出苗。一个极为突出的典型例子是：

在美国西南干旱地区，有一种史前时期荷毕印第安人种植的品种，播深达45厘米时仍能出苗（Collins, 1914）。这是一种极特殊的适应性，但就大多数马齿型品种来说，如果播深超过10—15厘米是不能出苗的（Aldrich和Leng, 1966）。玉米能够出苗的最大深度，决定于中胚轴促使胚芽鞘伸出地面的最大增长能力。最早的永久根在中胚轴与胚芽鞘相连的节上生出，所以，根颈的深度决定于胚芽鞘的长度，而不决定于播种深度。

根 系

在田间，初生根和种子根很快就被永久根所代替。但这并不是各种情况下固定不变的规律，因为初生根在植物的一生中能继续发挥作用。实际上，在特殊条件下它们能为发育完全的植株供应各种养分（Ohlrogge, 1958）。中胚轴之上最早的节间伸长甚少，而以后的节逐渐增粗，植株基部开始形成倒圆锥形。每节长一轮根，由此形成地下根系。每条根的直径在很大程度上决定于生根节所处的环境，由于根没有形成层，所以根的最终直径由影响植株早期生长的因素来决定。

气生根（即支柱根）通常在营养生长结束前后从地上节的下部长出。如果它们向下伸入土壤，此后其形态与功能就与正常的地下根相同。关于气生根的数目和长气生根的节数，品种之间差异很大，在同一品种内则受密度和营养条件的影响。大多数优良的马齿型品种在一般密度下只在下部二、三节上长气生根。有些热带品系，茎的半腰或半腰以上的节都有气生根。如果把茎平放，各种品种几乎任何一节都会长气生根。

幼 苗

玉米植株的叶子是继胚芽鞘之后最先露出地表的部分，并在相当长的时间里也是植株唯一的地上部分。中胚轴之上长叶的节相继迅速增大，但节间的伸长却较晚，常常延迟到穗原始体发育完成。

如果把苗看做是由一个叶片、一个叶鞘、一个着生盘（即节和节间）所构成的组织单位的不断重复，就能很容易地描述苗的生长过程。这些形状不一、大小不等的组织单位的重复产生，便形成了除雄穗及其枝梗以外的整个起营养作用的幼苗。各品种的这种组织单位的数目，在很大程度上决定于营养生长持续时间的长短，而它们的大小便决定了株高。

每一组织单位的发育可以描述为波浪式的生长和伸长的过程：从伸展叶片开始，接着形成叶鞘，然后以节间伸长而宣告组织单位生长结束。最初几个组织单位的节间并不伸长，稍晚发育的几个节间的伸长也缓慢，以致幼茎顶端分生组织直到生出十片叶子之前，仍然位于地面或地面之下。

下部节间渐次伸长便形成了茎，而茎是从早已形成的叶鞘管中穿出的。由于居间分生组织的积极活动，每一节间都形成一薄弱点，叶鞘在防止茎干此处断裂方面起着重要的作用。

许多优良品种的原始体发育在节间明显伸长之前就已经结束，所以在茎开始生长之

前，从发育结束的第一个组织单位至发育尚未完成的组织单位，叶片、叶鞘、节和节间都始终存在着。其后的生长便是组织单位扩大的结果。一般可多达三个节间同时迅速伸长，但它们所处的生长周期互不相同。每个组织单位发育的最后一步是：节间下部形成根或根原基，并且分生组织硬化。

分 蘖

所有侧芽刚形成时，在形态学上是相同的，但是下部的侧芽形成分蘖而不形成果穗。栽培品种的分蘖数和分蘖习性有很大差异，有的品种在任何条件下都不分蘖，而另一些品种却几乎在任何条件下都产生许多分蘖。有些品种的分蘖起正常茎的作用，与主茎几乎毫无区别，并且能正常的结出果穗；而另一些品种的分蘖很少长出正常的果穗，常常在雄穗的两性花上长“雄果穗”。同一栽培品种中，发育完全并且大小与主茎相似的分蘖数目与种植密度成负相关：密度越大，分蘖越少。

分蘖使籽粒产量降低的证据不足，但一般都讨厌分蘖。邓肯（Dungan）等人研究了分蘖对籽粒产量的影响，但没得到明确结果（1931）。目前人们对这个问题兴趣不大，因为目前种植密度较大，无论在什么情况下都抑制分蘖。实际上“雄果穗”上的粒子常常损失掉，主要原因是没有苞叶，不能防止鸟害和虫害。按希格尔（Sehgal, 1963）的看法，一个栽培种的分蘖能力可能与多分蘖的类玉蜀黍渐渗杂交的程度有关。

有些玉米品系，例如“Tuxpeno”和“Conico”常产生1—8个大分蘖，其数目决定于密度、肥力、水分等环境条件。这些分蘖果穗与主茎果穗的外形、抽丝期和成熟期几乎没有区别。有人曾经努力改良分蘖力强的品系，因为它们在不同密度下对不同施肥条件的适应性很强。也有人认为几个分蘖共有一个根系，在干旱条件下可能是有益的。

株 高

茎伸长期的环境条件强烈地影响着植株最终高度和直径，在某种程度上甚至还影响到产量。正如下面将讨论的，温度和光照周期能影响节间数，从而间接影响株高；但水分、养分、温度、光质和光量却直接影响株高。

在不同密度的试验中常常观察到，植株由于相互遮荫而变高，虽然品种之间的这一特性差别很大。穗积（Hozumi）等人观察到，高矮不一的植株挨在一起时，矮棵比高棵生长快从而赶上高棵，并在其他方面与之竞争（1955）。因此，他们把这种现象称为“协调的相互影响”（Cooperative interaction）。尽管矮棵生长快，但其干物质重却增加较慢，因而秆轻而细。因此，密度增加容易引起倒伏。

水分不足也影响节间长度，可能是限制了正在发育中的细胞伸长。只有两三个节间在伸长期受水分的影响。温度也能影响节间伸长，其机制尚不清楚。所以，节间长度反映了伸长期的环境条件，而最终株高则是影响每节伸长的各种因素综合作用的结果。

节间伸长比叶和叶鞘晚，说明植株营养生长阶段发生的不利条件对茎的影响比对叶

子的影响大。例如：在一定密度下，叶面积随着植株生长而增加，于是就加重了相互遮光，密度高时相互遮光加重，结果使茎叶比值降低。如前所述，这就加重了遮光对茎粗细的影响。随着植株生长而产生的其他不利条件是：土壤水分的减少，有效氮素的消耗，温度的升高。它们都能使茎叶的比值降低。

茎除支持叶、果穗之外，还起贮藏可溶性固体（主要是蔗糖）的作用，这些贮藏物可能对籽粒产量起作用。（Daynard, 1969; Home, Campbell, 1972）。茎或其他组织贮存可溶性固体的量是某种容积接受流体的一种机能。很清楚，茎的容量受前述环境条件的制约。在严重干旱条件下与灌溉条件下测定玉米茎的比重，测定结果指出，后者的比重很大，这说明其含水量较高。如果环境相差不太悬殊时亦是如此，则发育期的条件可同时影响到茎秆容量和分泌液流体体积。

玉米与许多禾本科植物不同，茎内充满薄壁组织，通常称为髓。维管束由木质部和韧皮部构成，厚壁组织鞘围在外边。维管束位于髓中，越靠近外围越密集。茎内充满固体，便增加了茎的力量，防止其受弯曲力量而倒伏。下部节间的髓里，常常充满着液体，使应力最强之点具有最强的力量。维管束及强有力的维管束鞘可能加强了茎伸长的力量。茎腐病（这是个麻烦问题）引起倒伏，主要是髓被破坏，使茎秆腐坏的一侧失去支撑力而造成的。

营养生长结束后，叶鞘给茎的上部增加了很大的支撑力量，并有助于使果穗保持直立。叶鞘还贮存叶子制造的可溶性固体以及硝酸盐和矿质元素，但很少资料说明其贮存量及对产量的重要意义。

叶 子

每片玉米叶子由一叶片和一叶鞘构成，叶片扁平而薄，中脉明显，叶鞘厚而坚硬，中脉较小。叶片与叶鞘在界限分明的叶颈处相连，叶子与茎的起始角度即在此处确定。不同的遗传型之间，叶子的倾斜度差别颇大，有的几乎是水平的，而完全无叶舌的变种却几乎是直立的。叶片与茎的角度也随叶的位置而变化，下部叶子与茎的角度常常较大。

叶片有上表皮和下表皮，其间是叶肉。叶肉里的周围膜为光合作用 C_4 二羧酸途径的禾本科植物所特有。上表皮主要由长而与叶脉平行的细胞所组成。在上表皮每隔一定距离便有一泡状细胞束，通过其膨胀力的变化而使叶子卷起或展开。在泡状细胞束附近，有的细胞形成绒毛，结果叶子上表皮有的光滑，有的具有短绒毛，变化多端。下表皮则是光滑的。下表皮气孔较多，但其密度变化很大。基瑟尔巴赫（Kiesselbach, 1949）报告，他所观察的叶子，上表皮每平方厘米约有7500个气孔，下表皮约有9000个。

人们认为，水分不足时玉米叶子卷缩起来，能够遮住一些气孔，减少水分损失。但是下表皮有大量气孔，一定会降低这种作用的效果。叶子卷缩起来的另一作用，可能是减少叶子暴露面积，从而减少接受光照。

玉米下部的许多叶子会因种种原因而早早失去。最早的叶子被节间基部长出的根（紧靠在叶子上边）撕毁了。密度大时下部一些叶子死去，可能是由于受光不足，难以

维持生命。干旱和缺肥，特别是缺氮肥，使这种现象更加严重。营养生长结束之后，病虫害的危害常引起叶面积不断减少。植株成熟时，下部叶子首先衰亡。

生殖生长

当玉米茎秆顶端分生组织开始伸长产生雄穗原基时（在形成叶片时，茎秆顶端分生组织呈半球形），营养生长即告结束，以后主茎上不会再长出叶片。所以生殖生长开始的迟早决定着主茎上的叶片、节和节间数，同时也决定着从出苗到完成营养生长历时的长短。

认为生殖生长开始于雄穗形成时是不确切的，因为在雄穗开始分化以前，作为果穗原始体的下部叶子的腋芽已是明显可见的。茎上的每一节都形成一枚腋芽，直到形成最上部果穗一节为止。邦尼特（Bonnett, 1940）认为上部的腋芽如果不形成果穗就会受到雄穗的发育所抑制，但不管什么理由，最上面的果穗原始体总是得到优先分化并且很快就变成最大的一个。最上果穗下面的一个或几个果穗能否发育起来取决于遗传型和环境条件，但是很明显，上面果穗对下面果穗依次有顶端优势。

茎节数产生于雄穗形成以前，是由遗传型决定的，并受温度和日照长短所修饰。邓肯和赫斯基思（Hesketh, 1968）指出，长日照低温将诱导植株在发育早期就开花。赫斯基思（1969）指出，在相同温度下，短日照将导致叶片数减少。弗朗西斯（Francis）等人（1970）发现，缩短黑夜时间对大多数玉米亚种的品种也有上述同样的反应，并且指出，基因型不同，对黑夜周期长度的敏感性也不同。

当茎节间伸长的同时，雄穗就开始发育了，所以在抽雄时雄穗几乎发育完全了。从抽雄到散粉大约需要10天或不到10天，此时果穗柄伸长，整个植株体已经建成。散粉虽然随品种可能有些不同，但是一般散粉是先从主轴接近顶端开始，然后向上、向下散放，接着从上向下并沿着分枝向着顶端散放，这种散粉方式有相当大的差异。一个植株散粉可持续一周或稍长。花粉借助于风力从挤紧的花药中振出，这样在适宜的条件下就可传粉。基斯尔巴赫（Kiesselbach, 1949）的计算指出，一个中等的植株可散出2500万花粉粒，这些花粉粒可使每个植株上有1000个籽粒受精。

前面所述的那些腋芽最上部的那一个以最大的生长速度先发育成果穗。下部的几个腋芽也可以增长到一定大小，但是未达到受精阶段就退化了。果穗的发育是由“原叶”的扩大开始的，“原叶”最终变为苞叶。即果穗柄先开始生长，它与普通茎不同，通常具有细弱而短的节间，每个短节上长出的叶鞘包围着果穗，这些叶鞘就成了苞叶。当所有的苞叶原基形成以后，果穗枝的生长点伸长形成果穗原基。在主穗发育的同时，苞叶的腋芽也能发育成果穗原始体，并且有时能够抽丝，但是通常很少结实。

果穗枝开始迅速发育大约是在抽雄时，而苞叶的生长盛期是在开花时（指雄花）。果穗最初的发育包括：从基部到顶部形成成对的裂片状突起行，每一个裂片发育成一个小穗，每一个小穗有两朵花，但通常只有一个是可孕花。由于每个小穗只结一个籽粒，因此籽粒是呈双行的，粒行数也始终是偶数。有些品种的两朵小花都能结实，因而粒行不明显。邦尼特（1953）和基斯尔巴赫（1949）曾对玉米雌花的形态发育作过详细叙述。

雌蕊，即花丝，是由花的生长点形成的。花丝由于花丝基部的居间分生组织的伸延从苞叶中伸出。每根花丝继续伸长直到受精为止。如果一直不受精，花丝可以继续伸长达10—14天，可伸出苞叶外30—40厘米长。受精以后，分生组织的活动迅速停止，花丝的尖端部分枯萎，其余部分逐渐变褐。

同一果穗上基部小穗的花丝最先开始发育，而较上部的小穗的花丝发育稍晚；但是较上部的小穗花丝穿过的距离稍短，因此它最先抽出。所以最早受精的通常是果穗接近中部的那些小穗的胚珠。靠近果穗顶端的花丝在绝大多数胚受精后的相当长时间还在陆续抽出，直到花粉不再有效之后。迟抽出的花丝即使受精，也很少结粒。

每个植株散粉时间在一周以上，因此花丝在10—14天或更长时间受粉并不困难，尤其是自由受粉的品种有大量的植株在不同时间内抽丝和散粉。炎热和干旱可以大量破坏雄花（Aldrich和Leng, 1966），而环境不利可以迟误抽丝，有时会造成雌雄脱节。在这种情况下单交种和高度纯化的自交系受害尤其严重。

温度与发育

玉米从播种到开花的发育速度受温度影响，而不受光合作用影响。因此种植密度极不相同的小区几乎可以同时抽雄，尽管由于相互遮荫的程度不同，植株的重量很不相同。在这方面，很多人观察的结果是一致的，但只有多宾（Dobben, 1962）明确地提出了这一概念。米勒德（Millerd）、麦克威廉（McWilliam, 1968）和布劳威尔（Brouwer）等（1970）已指出，茎生长点处的温度是控制因素，所以从播种到开花的发育速度几乎完全是由整个这段发育过程中生长点处所经受的温度所决定的。

玉米营养生长阶段大半时间其生长点是低于地面的，因此在那个期间生长速度决定于地温。出土以后，生长点在叶鞘里，此时生长点处的温度受蒸腾和辐射两种因素的影响，可能比周围空气的温度相差 5°C 或更多些。邓肯、戴维斯（Davis）和查普曼（Chapman）等1973年的测定表明，白天生长点处的温度低于周围空气温度，而夜间同周围空气温度一样。

光合作用和植株发育速度无关，这对了解玉米的生长和产量具有很重要的意义。很显然，平均温度越低，玉米植株在营养生长期通过任何两个阶段接受阳光的日数也越多。结果玉米植株可以得到更多的光合产物用于生长，但温度的降低使叶子的光合强度下降过大也会抵销增加的光合日数。

在 10°C 时，光合作用和发育速度都是很慢的，而在 $30-33^{\circ}\text{C}$ 时两者都达到最大速度（Brouwer等, 1970; Duncan和Hesketh, 1968）。二者的重要区别在于光合作用仅受白天有光照时叶片温度的控制，而植株的发育速度则为全天的温度所控制。因此，夜温较低，昼温相同，植株发育速度就比较慢，而夜温较高会加速发育，结果这一发育阶段的光合作用天数和植株干重都减少。彼得（Peter）等人1971年的报告与此一致。他发现玉米地夜间温度较高的处理，其籽粒产量大大降低。可惜报告中没有提到植株重量，但有理由认为籽粒产量的降低与整个植株重量降低有关。

进一步的研究指出，可以预期白天叶温 $30-33^{\circ}\text{C}$ ，夜间温度较低，玉米生长最好，

这一条件是干旱或高海拔地区所特有的；相反，在海拔低、温暖潮湿的地区，通常昼夜温差较小，玉米生长较小。美国一些干旱而海拔高的地区和秘鲁的库斯科盆地（Cuzco valley）玉米籽粒产量高的事实证实了上述结论（Cuany等，1969；Duncan, Shaver和Williams, 1973；Grobman等，1962）。这些地区还具有非常充足的光照，这可能也是一个很有利的因素。

在南美热带高原上的玉米由于温度低发育非常慢。在秘鲁的库斯科盆地，海拔3000米，玉米从播种到开花需要140天（Grobman等，1962）；在委内瑞拉有些玉米品种从播种到收获需要13个月（Crant等，1963）。反之，在低海拔地区一些品种从播种到收获只需4个月。在美国绝大多数玉米生产于160天的有效生长期之内。

在热带高原上尽管温度低影响光合作用，但是单作一季玉米产量常常超过低海拔地区，只不过生育期较长。这里可能还有导致玉米高产的其他原因，尚不完全了解。

籽 粒 产 量

玉米植株要产生籽粒，必须有两个连续的步骤：第一步必须建成一个使授过粉的籽粒能够进一步发育的库（sink），第二步在籽粒发育的整个时期必须有光合产物不断供给籽粒。因此收获时的籽粒产量一方面取决于授粉时所确立的籽粒生长潜力，另一方面还取决于授粉到成熟这段时期所形成的光合产物数量。库（sink）的大小可以看作是每株授过粉的正在发育的籽粒数和每个籽粒潜在重量的乘积。可用于充实籽粒的光合产物等于整个灌浆期植株光合作用产物的积累，减去呼吸消耗，加以植株早期贮存的可供灌浆用的可溶性碳水化合物。

籽 粒 数

玉米植株每穗可能发育的粒数和每株可能发育的果穗数，在授粉时或授粉后不久就已经确定，以后不会再增加了。玉米绝大多数的品种最大粒重是有限度的，所以不管在授粉之后的生长条件是多么有利，籽粒数可能是限制产量的因素。因此更多地了解决定穗数和粒数的生理过程对了解玉米产量是很重要的。很遗憾，几乎没有公布过这方面的资料，所以我们不得不面临一个非常重要而不容忽视的课题，然而这个课题现在几乎又没有什么资料。

每穗最多能够长出多少粒数，籽粒数如何受环境条件的影响，这些问题都没有满意的解决。邦尼特（1948）提出果穗原基是由不定分生组织形成的，那么我们可以预料到同一品种内每穗最多可能的粒数将因环境条件的不同而有很大差别。但事实并非如此，西米尔（Siemer, 1964）发现品种间有差异，但与种植密度和年份无关。我们也作了大批的品种内的潜在粒数的测定，未发现其平均数因穗位和处理而有不同。

更详细地观察每穗的粒行数，发现品种内和品种间都有差异。安德森（Anderson）和布朗（Brown）1948年曾发现粒行数和它的雄穗的一定特性有关。我们观察到，品种内的粒行数和每行有潜力的粒数呈负相关，这些有潜力的粒数和每穗最后留下的粒数大

体一致。果穗好象是一个长度一定的螺旋体结构，果穗轴的直径越大，长度就越小。

里夫斯（Reeves）1950年就指出了玉米果穗的螺旋状结构。他说穗轴的结构单位是六角形的（结构单位是由两个小穗组成的，而每一个小穗只能着生一个籽粒），并且每一个结构单位直径的一半是置于另一结构单位之上的，因此绕着穗轴就出现了一道螺旋纹，每一道螺旋纹上升高度相当于两行籽粒宽度的 $1/2$ 。

较下部节的腋芽或者发育成分蘖或者发育成果穗枝，但通常只有低于地面的几个节上的腋芽发育成分蘖。在某些条件下，有半数或半数以上叶节的腋芽可以发育成正常的果穗，但在主要果穗以上的节不会再形成果穗了。

当节间开始伸长时，最下部的腋芽比上面的大，但是最上面的一个发育较快，所以在抽雄时上面的几个果穗枝已经相当大了，而最下面的穗原基从茎秆开始伸长就可能很少变化。这似乎是上面的果穗的发育抑制了其下各个果穗发育的一种总结果，所以在开花时，最上面的果穗最大，而其下面的依次较小。

抽雄时果穗的大小和明显发育的果穗数主要是受光和土壤条件的影响。

吐丝时的果穗数与遗传型所决定的每株最大粒数有关系。一般说来，一个品种穗粒数较少，则每株穗数较多；反之穗粒数较多，每株穗数较少。最古老的玉米品种，每个植株具有很多的小的果穗。通过长期的选择直到现代，已经有了单株具有较少果穗但果穗较大的玉米了。下面讨论一个品种的单株总籽粒生产潜力的意义在于它表明了单株穗数对果穗大小的依赖关系。通常把品种在低密度下具有一个以上的果穗的趋势叫做“丰产性”，其实那是一种很不正确的叫法。

开花时单株的籽粒生产潜力和植株早期的生长有关，因此低密度单株比高密度单株有较高的产量潜力。

吐丝时的产量潜力在授粉以后可能立即降下来，因为吐的丝虽然授了粉，但不能保证受过精的胚珠都发育成籽粒。例如，虽然所需的各种因素都存在，并且植株是富于生活力的，但是激素可能存在一个刺激机能妨碍籽粒发育。戴纳德（Daynard）和邓肯（1969）曾指出，受精的胚不管它发育与否，珠心的基部都有一层黑层。因此在成熟时没有发育的籽粒的基部有黑层出现就表明它是受过精的。我们检查了所有果穗顶部没有发育的籽粒，其中授过粉但不发育的籽粒是存在的。所以授粉后产量潜力的下降是由于受精的胚珠的败育所致。

如果是单穗，不发育的胚一般是在果穗顶部。如果是一个以上的果穗，通常是上面的一个果穗结粒最多，灌浆最好。鲍曼（Bauman, 1960）用双果穗植株作的试验表明，去叶使单株光合作用降低，结果收获时第二果穗只有较少发育的籽粒，去叶越多，则第二果穗能发育的籽粒数越少，但是上面果穗的粒数几乎不变。看来，一个植株的产量潜力首先是保证第一果穗从基部到顶部的籽粒数，然后是保证第二果穗基部的籽粒数，依次类推。

关于受精而不发育的籽粒，有着另外几个问题。什么原因阻止胚的发育呢？什么时候发育停止？授粉以后它们的发育潜力维持多久？这些问题还没有试验资料来回答，但是观察到果穗上端有发育较晚的籽粒，这表明这些籽粒在一个时期内停留在休眠状态，直到有利条件出现时它们才开始发育。在一些果穗上，在正常的籽粒中有时也会出现很

小的籽粒。很明显，这种小籽粒是经过一段发育然后停止的。这表明有某种抑制籽粒发育的机制存在，甚至在发育已经开始以后出现。在籽粒开始灌浆以后，如果出现严重的干旱，往往出现这种情况。也有这种情况，即果穗上部的一半或一半以上出现瘪粒，这通常是由于后期严重的干旱，或者叶子被毁坏，或者是营养亏缺，特别是缺钾。看来在各种不利条件下，果穗最基部的籽粒优先得到保证。

总之，玉米植株先天的产量潜力在一系列的阶段中不断遭到损失：下部的果穗败育，果穗上部的胚吐丝不及时不能授粉，已经授粉的胚珠不发育等。如果生长条件恶化，已经开始生长的籽粒可以很早或稍迟就停止发育。籽粒在开始生长以前可能有一个休眠时期，表明在某些条件下产量潜力也可以调节提高。

授粉后产量的调节

刚授粉以后，玉米植株的产量潜力可能转化为最终的籽粒产量，也可能不这样。如果要转化为最终的籽粒产量，就必须有一定量的光合产物。要生产出一定数量的光合产物，需要在一定的时间内具有一定的光合强度。如塞尔(Sayre, 1948)，钱德勒(Chandler, 1960)等的研究所指出的，当主要叶子或气候无变化时，玉米群体的光合强度可以在相当长的时间内保持相对稳定。

灌浆期或籽粒快速发育的天数是更不好确定的。有些研究已经指出，吐丝到成熟之间的天数通常是由籽粒达到最大干重的日期所决定的。肖(Shaw)和汤姆(Thom, 1951)两人发现在依阿华地区一连几年内从吐丝到成熟所需天数都是51天。在同一个地区，哈劳尔(Hallaure)和拉塞尔(Russell, 1962)发现在他们的材料中一般为60天。戴纳德等人(1971)用黑色层的形成作为成熟指标，发现在三个杂交种中有效灌浆期相差4天。在肯特基州，利用黑色层作为成熟指标，我们发现在63个推广的杂交种当中，从吐丝到黑色层成熟所需的天数相差15天。这说明品种间从吐丝到成熟所需时间是有差别的，但是研究者之间看法还不一致，需要进一步研究。

对于单交种在不同年份之间或是同一年份播种期不同，其灌浆期的差异尚很少有报道。皮斯利(Peaslee)等人报道，同一个品种在两种播期下，虽然第二次播种的灌浆期的平均温度高于第一次，但是两次播种的灌浆期的长短并无差异。同样，芬纳赫(Funnah, 1971)用6个品种、三个播种期做的试验，发现最后一期播种的，灌浆期长了6天，这一期在灌浆时期平均温度最高。仅就不同地点的试验结果表明，较高的温度对灌浆期并无影响，甚至可能延长灌浆期；但是从不同的气候区域得到的试验结果则情况稍有不同。根据在依阿华州和佛罗里达州从播种到吐丝的天数鉴定，成熟期确实应该是相同的一些品种，其灌浆期在佛罗里达州(42天)比在依阿华州(62天)短。另外一个试验是同一个品种生长在北纬38度(依阿华州)和44度(肯塔基州)，其灌浆期的积温分别为1200度和1400度，灌浆期分别为67和58天。很清楚，对品种灌浆期长短这一重要特性需要比现已了解的品种的其他特性更加注意。

光合强度和“库”(sink)的贮存能力之间的关系可能是决定灌浆期长短的一个因素。籽粒成熟达到最终重量所需的时间随“库”的贮存能力而异，而“库”的贮存能力

同植物的光合作用有关。戴纳德的研究指出（未发表），可以利用不同方法去降低“库”的贮存能力而对植株无其他影响。他给果穗套袋，因此只有很少的籽粒受粉；用不同的方式把幼穗去掉一部分；他还把具有双果穗的植株在受粉后立刻去掉上面的果穗，然后他观察了同一小区里处理的和未处理的植株的黑色层成熟时间，他发现灌浆期的长短很少或根本无差异，结论是：灌浆期的长短同籽粒的贮存能力无密切关系。

把第一批花丝显出到籽粒成熟所经过的时间看作灌浆期是有缺点的，这一时期本来就包括两个时期：缓慢发育时期和一个不确定的时期。第一个时期是抽丝以后直到籽粒形成并且达到籽粒的最大生长速度时期。在有利条件下，随后籽粒即进入接近直线生长时期，然后又缓慢下降直到成熟。全过程如图1所示。通过观察，从吐丝到成熟所历时间是容易确定的，但是籽粒增重最多的是在直线生长阶段。所以要提高籽粒产量应该设法延长直线生长阶段。

哈特菲尔德（Hatfield）和拉格兰（Ragland, 1967）及戴纳德等（1971）测得了一个所谓有效灌浆期的时间间隔，这一个时间间隔就是受粉以后果穗按直线生长速度而发育的那段时间。有效灌浆期是通过平均单株的最终产量除以直线生长速度计算出来的，籽粒的直线生长速度是通过籽粒或果穗的连续增重得到的。要测定有效灌浆期是比较困难的，但对确定籽粒产量方面是更有意义的。

把籽粒产量看作是灌浆时期的光合强度与灌浆时间的乘积，加上植株中以前所贮存的可利用的物质，把籽粒的贮存能力看作是籽粒

产量的上限，这种计算方法便于计算，但并不很精确。因为这样计算忽视了早期和后期缓慢发育的问题。最感兴趣的问题是：在各种情况下，光合强度、光合时间和籽粒的贮存能力这三个因素哪一个对最终籽粒产量起决定作用？很遗憾，这方面还很少研究。

用于生长籽粒的光合产物可能来自于两个方面：光合作用临时产生的光合产物及早期茎、叶鞘，可能还有根所积累的可利用的碳水化合物。在营养生长期，茎秆一般不积累可利用的碳水化合物，这大概是因为植株的生长高速度地利用光合产物的原故。作者用折射仪测定茎秆汁液的含糖量，在营养生长盛期很少超过5.0%。坎普贝尔（Campbell）和休姆（Hume, 1970）两人的测定指出，这种测定包括各种可溶性物质，其中蔗糖只占31—39%。然而在营养生长停止而籽粒开始快速生长之前，植株确实有一个明显的很缓慢的生长时期。但是，从植株干重的增加一直呈一直线表明，这个时期光合作用并不减低，因此可以设想光合作用所制造的碳水化合物是积累在植株的贮藏组织中。

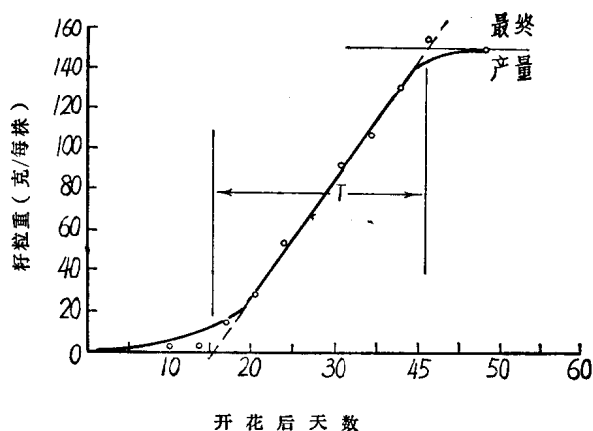


图1 玉米籽粒的生长

T为有效灌浆期（P. R. 戈兹沃西，国际玉米小麦品种改良中心，未发表的资料）。

坎普贝尔和休姆（1970）的研究支持了上述设想，他们的资料指出，干的玉米茎秆中可溶性物质重于不溶性物质。休姆和坎普贝尔（1972）指出，在他们所在地的气候条件下，籽粒中来自于茎秆的可溶性物质可等于籽粒最终重量的20%。

刚好在齿状阶段（dent stage）以前，我们摘除植株的叶子而保留果穗，用白利糖度计测定下部茎节间的含糖量，9天之内从5.0%下降到1.0%。同样处理的植株，只是摘除了果穗就没有发现含糖量下降，这表明茎秆中可移动的物质被正在发育着的果穗所利用。邓肯等人（1965）的试验也证实了这一点，在他们的试验中，摘除植株的全部叶子并用锡箔把整个植株包起来，果穗还继续增重。戴纳德等人（1969）也报道，叶子被早霜破坏以后，籽粒重还大大增长。这种增重大概是由茎秆和叶鞘转出的碳水化合物。

很明显，在特殊情况下，碳水化合物能够从茎秆和叶鞘转移到果穗中去。休姆和坎普贝尔（1972）曾指出，碳水化合物从茎秆转移出来是一种正常现象。看来，叶鞘也具有贮存可溶性物质的作用，当光合作用超过利用时，贮存就增加，反之贮存就被用尽。

如果事实确实如此，那么一定的作物茎秆汁液中所积累的可溶性物质的量可以提供关于产量限制因素的情报。如果籽粒的贮存能力是限制因素，那么会因光合作用超过利用而可溶性物质会在灌浆盛期积累。相反，如果光合作用是限制因素，那么茎秆中可溶性物质会因利用超过供应而下降。

图2说明了植株各部分的干重和其发育时期的关系。开花以后茎秆重量增加，以后随成熟逐渐下降，这表明了茎秆中可溶性物质的贮存和利用情况。

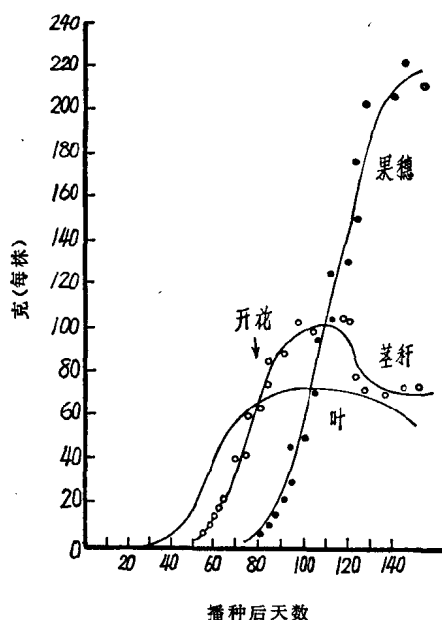


图2 在俄亥俄州水浇地上玉米植株干重的变化（R. B. 柯里，未发表的资料）

在同一块田中，用白利糖度计测定茎秆汁液的含糖量，株间往往有很大的差异。在肯塔基州随机选择的测定植株当中，下部茎节间汁液白利糖度计读数不同植株间为3.0—11.0%，这表明有些植株可能是籽粒贮存能力不足，而另一些植株可能是光合作用不足。这样茎秆的白利糖度计的读数就能够提供一种诊断指标，并且可以指出不同地区不同品种限制产量的原因。

在籽粒成熟还保留在茎秆里的可溶解的碳水化合物也是光合作用所固定的能量，但是它不能转换成籽粒，因此限制了籽粒生产潜力。这样一个简单的概念为玉米茎腐病和一系列病害的抗性同茎秆和根的含糖量呈正相关的事实所复杂化了（Mortimore和Ward, 1964）。抗茎腐病的品种的选择对籽粒完全利用光合产物有影响。不能把光合产物完全用于籽粒中的品种在叶子衰老以前籽粒就成熟。