

国外玉米耐密性研究进展

王笑娟¹, 刘彩凤², 谢虹¹, 陈少方¹, 马永良¹, 郝学景¹, 张旭^{1*} (1. 中国农业大学, 北京 100193; 2. 烟台职业技术学院, 山东烟台 264000)

摘要 文章从玉米耐密性的遗传改良、影响因素以及高密度的不利影响等方面, 对国外玉米耐密性的研究进展进行了综述, 指出现代玉米杂交种的产量提高主要归功于耐密性的增强; 耐密性是一个复杂的生理性状, 受很多因素的影响; 高产性和稳产性的统一是现代优良杂交种的必备条件。

关键词 玉米; 耐密性; 研究进展

中图分类号 S513 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2015)34-050-02

Foreign Research Progress on Tolerance to High Plant Density in Maize

WANG Xiao-juan¹, LIU Cai-feng², XIE Hong¹, ZHANG Xu^{1*} et al (1. China Agricultural University, Beijing 100193; 2. Yantai Vocational College, Yantai, Shandong 264000)

Abstract Foreign research progress on tolerance to high plant density in maize was reviewed in this article, including the aspects of genetic improvement and influence factors of tolerance to high plant density, as well as adverse effects of high density. The increased yield of modern maize hybrids was mainly owed to enhance of plant density; tolerance of high plant density is a complex physiological trait, which was influenced by many factors; the unity of productivity and stability is prerequisite for outstanding modern hybrids.

Key words Maize; Tolerance to high plant density; Research progress

美国等先进国家的玉米育种经验表明种植密度是一个重要的限制因素。由于耐密性、耐旱性、抗病性, 以及捕获和利用光热资源效率等性状的改良, 使现代玉米杂交种具有更高的生产力。提高筛选密度和培育耐密性品种已经成为大多数育种家的共识。了解和借鉴这方面的研究进展, 以期对我国的玉米育种和栽培研究产生一定的促进作用。

1 玉米耐密性的遗传改良

多年来, 由于适应种植密度持续增加而获得的产量遗传增益是十分显著的, 玉米育种对作物产量的改良, 主要通过提高品种的耐逆性和对投入的反应能力, 而不是提高单株产量潜力。Russell^[1]研究了代表不同时代的 28 个单交种对 3 种密度的反应, 结果显示子粒产量的增益主要是由于新杂交种在较高的密度下所表现出的优势。Sangoi^[2]发现, 巴西在 20 世纪 70~90 年代发放的 3 个杂交种的最适密度分别为 7.1, 7.9 和 8.5 株/m², 并认为由于在广泛试验区域对高密度下最高产量杂交种的选择, 使得耐密性在世界范围内得到增强。新杂交种对高密度的耐性, 使种植密度成为过去 60 年来改变最大的农艺管理措施。Duvick^[3]评估了 1934~1991 年期间发放的 36 个杂交种在 7.9, 5.4 和 3.0 株/m² 的密度下, 子粒产量的年增益分别为 110, 88 和 39 kg/hm²。可见, 新杂交种相对于老杂交种的产量优势, 很大程度上归因于它们对较高密度的忍受能力和利用能力。Tollenaar^[4]的研究结果显示, 20 世纪 30~90 年代美国玉米杂交种产量的提高, 应主要归因于遗传和栽培互作上的改进。玉米的作物产量与种植密度的变化关系呈一条曲线, 在最适密度下产量最高。现代杂交种的最适种植密度高于老杂交种, 且不同杂交种的最适密度存在着差异。由于对高密度的耐性, 使得最大作物产

量的最佳种植密度有所增加。高密度增加了各种生物和非生物逆境的不利影响, 因此对提高耐逆性的遗传改良提出了更高的要求。Duvick^[5]曾指出, 如果把产量潜力定义为一个杂交种生长在没有任何明显胁迫的环境下所能获得的产量, 那么有证据显示玉米的产量潜力并没有提高。对高密度的耐性, 以及对其他生物、非生物逆境的耐性和资源利用效率的改进, 是提高生产力的决定性因素。

一个杂交种通常种植在培育它的密度下产量最高, 因此在育种进程中采用高密度进行自交系的筛选和杂交种的鉴定就显得非常重要。Sergio^[6]发现, 高密度下的玉米小区鉴定试验可以使性状表现的差异幅度增加, 从而使得对产量、茎折和穗柄折断的选择更容易。对于比较不同杂交种的产量、茎折和根倒的条带试验, 高密度可以减少 1/2 以上的面积。高密度下不仅可以帮助淘汰生长势差, 植株弱小, 以及因抽丝延迟而不能受粉的植株, 使受粉的效果得到改善, 还能使收获期间的一些淘汰性状充分表现, 如空秆、瘪粒等, 因为在高密度下空秆、瘪粒导致低产的遗传力大于正常密度下子粒产量的遗传力。Troyer^[7]在选种圃中通常使用当地生产上种植密度的 2 倍作为选系密度, 杂交种的鉴定则采用超过平均密度的 20%, 而产量试验中的最高密度要超过至少 30%。同时提出的高密度下鉴定自交系的表型选择方法, 能提供多次观察的机会, 通过选择较大的穗子从而选择耐密性较好的穗行。

2 玉米耐密性的影响因素

玉米的耐密性受杂交种的生育期、株型和生理反应, 以及生长环境和栽培条件等很多因素的影响。Tollenaar^[8]发现, 与玉米子粒产量遗传改良直接相关的生理反应是在高密度下粒数的增加, 抽丝后生物量的合成和向生殖器官转运的加强。新杂交种在密度下产量的改进部分归因于最大的太阳辐射截获量和把截获的辐射能变成干物质的转化效率的提高, 同时, 部分归因于地上部的干物质向雌穗中分配的

基金项目 公益性行业(农业)科研专项经费资助项目(201203033-2)。
作者简介 王笑娟(1971-), 女, 河北康保人, 从事农业信息与应用研究。*通讯作者, 副研究员, 博士, 从事作物科学研究。
收稿日期 2015-11-04

比例,即收获指数维持一定的比例。Vega^[9]的研究结果表明,当玉米成熟期的单株地上部总生物量为中等时,其收获指数高而稳定,而当植株非常小和非常大时,收获指数降低。Echarte^[10]发现,生物量较高的同时同化物再分配比例较高的杂交种的最适种植密度,一般比同化物再分配比例较低的杂交种要低,因为前者在低密度下生殖生长的库限制较弱。Borras^[11]认为,植株子粒产量的增加对其总生物量增加的响应能力,可作为同化物再分配的一个指标。增加种植密度,造成总干物质生产增加和收获指数下降,而最适种植密度则是2种效应平衡的结果。Sarlangue^[12]尝试使用与生物量可塑性及同化物的再分配有关的一些参数,来解释和预测杂交种对密度的反应,并发现生物量与密度,以及生物量与子粒产量的关系与最适密度有关。Maddoni^[13]发现,在所有杂交种中,提高密度均增加了单位面积的生物量,然而,只有可塑性最小的杂交种,其收获指数随密度的提高而增大。最适密度最低的杂交种,表现出最大的生物量可塑性和同化物再分配。可见,分别研究生生物量和收获指数,比仅仅研究子粒产量,能更好分析和解释基因型对密度的影响。

在影响玉米耐密性的诸多因素中,生育期和株型是相对重要的性状。Otegui^[14]发现,早熟杂交种的最适密度通常比晚熟杂交种高,这是由于早熟杂交种单株叶面积的可塑性较小,以及生长时间较短,要达到相同的辐射截获量,需要更多的植株。Liu^[15]发现,与晚熟高秆杂交种相比,早熟矮秆的杂交种遭遇较少的逆境,它们的茎折、根倒、穗柄折断、花丝延迟和空秆也较少,因此能在更高的密度下获得它们的最高产量。排除生育期和植株大小等因素,遗传上对种植密度的反应也是存在的,如对光照、水分和肥力不足的忍耐能力。Subedi^[16]发现,单位面积的理想株数取决于土壤肥力、水分有效性、杂交种的成熟期和行距等因素。在栽培措施上增加种植密度和采用窄行距,可以使矮小植株整个群体和单个个体截获的光照增加,以补偿它们植株矮小的不足。Luque^[17]发现,多穗杂交种比单穗杂交种能更好地适应高密度等不利的环境条件。多穗杂交种的干物质和子粒产量对密度的反应大多呈直线关系,而单穗杂交种呈二次曲线的关系,因此,多穗基因型产生补偿的可能性更大。

3 高密度对产量稳定性的不利影响

Tokatlidisa^[18]认为,现代杂交种所要求的高密度和较低的单株产量潜力,造成了它们对高密度的依赖性。高密度增加了株间差异,并降低了资源利用效率和单位面积子粒产量。由于缺株、株间差异和败育增加可直接导致产量损失,因此,对高密度的依赖性是影响产量稳定性的一个不利因素。Echarte^[19]进行了一项研究,以确定株间差异对密度变化的反应。随着密度的增加,吐丝天数、单株子粒产量、单株子粒、百粒重等性状的CV值显著提高,而且在较高的密度下,植株干重的CV值随着时间的推移而增加。Liu^[20]发现子粒产量、地上总干物质、单株产量和干物质的CV与密度之间存在显著的互作。在较低的密度下,同时播种和分期播种处理在叶面积指数、地上总干物质和子粒产量方面都没有差

异,这些性状在株间也没有差异。在较高的密度下,株间差异程度较高,同时,不整齐植株的产量低于整齐一致的植株,显示出株间差异与单位面积子粒产量之间呈负相关性。可见,植株整齐度是高产的必要条件。对于新杂交种,由于株间竞争加剧而导致植株整齐度降低的程度较弱,但这种影响依然存在,这意味着对耐密性的改进并没有消除株间差异及其对最终单位面积子粒产量的负面影响。

在较高的密度下,散粉吐丝间隔的增加是导致败育,并最终影响子粒产量的关键因素。Ignacio^[21]发现,尽管高密度没有影响穗原基分化的起始时间,但降低了受精时的有效穗粒数。在灌浆的过程中,受精穗粒数在所有密度下都会下降,但在较高的密度下,以及在灌浆的后半阶段,下降更加明显。粒数减少说明在较高的密度下,吐丝延迟的果穗受精不足,同时一些受精的子粒随后发生败育。根据Bolanos^[22]的数据表明,密度对散粉所需的时间并没有显著影响。然而,随着密度提高,从播种到吐丝的时间显著增加,穗粒数显著降低,不孕率显著提高。Borras^[23]发现,花丝延迟和单株子粒数之间存在负相关,说明雌雄穗花序较好的同步性是改善子粒建成所必需的。Rajcan^[24]发现,在较高的密度下,同化物供给减少造成子粒败育,特别是果穗顶部的子粒,并使总的子粒产量降低。即使对耐密的杂交种,高密度也会引起不孕的发生,尤其在各种逆境下,如高温、干旱、缺肥、寡照等,由于花丝延迟,花粉缺乏,受精受阻,或者由于穗基部早形成的受精胚对穗顶部晚形成受精胚的竞争优势而导致的子粒早期败育,都会在开花不同步的情况下,使单穗上的子粒形成受到限制。

4 结语

由于遗传改良和种植习惯的改变,玉米的种植密度有不断增加的趋势,但最适种植密度在不同地区、不同栽培水平和不同杂交种之间存在差异,超过了最适密度会给玉米生长和最终产量造成不利的影响。因此确定每个玉米品种的适宜密度是种子公司在推广品种时的首要任务,也是种植者在田间播种时的中心环节。在高密度下,高产性和稳定性的统一是现代优良杂交种的必备条件。大面积推广的杂交种在大田生产中应具有高产性和稳产性,只有在多重环境下考察,才能鉴定出具有广泛适应性的玉米杂交种。

参考文献

- [1] RUSSELL W A. Agronomic performance of maize cultivars representing different eras of maize breeding[J]. *Maydica*, 1984, 29: 375 - 390.
- [2] SANGOI L, GRACIETTI M A, RAMPAZZO C, et al. Response of Brazilian maize hybrids from different eras to changes in plant population[J]. *Field Crops Res*, 2002, 79: 39 - 51.
- [3] DUVICK D N. The contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Maydica*, 2005, 50: 193 - 202.
- [4] TOLLENAAR M, LEE E A. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize [J]. *Field Crops Res*, 2002, 75: 161 - 169.
- [5] DUVICK D N, CASSMAN K G. Post - green revolution trends in yield potential of temperate maize in the North - central United States [J]. *Crop Sci*, 1999, 39: 1622 - 1630.
- [6] SERGIO F, LUQUE A, ALFREDO G, et al. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids [J]. *Field Crops Res*, 2006, 95: 383 - 397.

- [15] 陶信平. 略论中国湿地保护[J]. 长安大学学报(社会科学版), 2004, 6(4): 13-17.
- [16] 王建华, 吕宪国. 城市湿地概念和功能及中国城市湿地保护[J]. 生态学杂志, 2001, 26(4): 48-50.
- [17] EVILLE G, CLARENCE L, ARTHUR D, et al. Long-term carbon sequestration in North American peatlands [J]. Quaternary science reviews, 2012, 58: 77-82.
- [18] 李霞, 丛伟, 任承钢, 等. 太湖人工种养凤眼莲的光合生产力及其碳汇潜力分析[J]. 江苏农业学报, 2011, 27(3): 500-504.
- [19] CO₂e.com[J]. Greenhouse gas market overview, 2004, 13(5): 7-10.
- [20] 张鑫, 李俊梅. 昆明西山森林公园碳汇功能及其经济价值估算[J]. 环境科学与技术, 2010, 33(12): 559-562.
- [21] 王冬至, 张秋良, 张冬燕, 等. 大青山主要林分类型碳汇效益计量研究[J]. 林业资源管理, 2011(6): 41-44.
- [22] 郝婷婷, 李顺龙. 黑龙江省森林碳汇潜力分析[J]. 林业经济问题, 2006, 26(6): 519-523.
- [23] 曹吉鑫, 田赞, 王小平, 等. 森林碳汇的估算方法及其发展趋势[J]. 生态环境学报, 2009, 18(5): 2001-2005.
- [24] 杨晓洪, 吴波, 张金屯, 等. 森林生态系统的固碳功能和碳储量研究进展[J]. 北京师范大学学报(自然科学版), 2005, 41(2): 172-177.
- [25] 党晓宏, 高永, 虞毅, 等. 沙棘经济林碳汇计量研究[J]. 水土保持通报, 2011, 31(6): 134-137.
- [26] 肖英, 刘思华, 王光军. 湖南4种森林生态系统碳汇功能研究[J]. 湖南师范大学自然科学学报, 2010, 33(1): 124-128.
- [27] STUART J W. The carbon sink in intact tropical forests [J]. Global change biology, 2013, 19: 337-339.
- [28] 王蕾, 张景群, 王晓芳, 等. 黄土高原两种人工林幼林生态系统碳汇能力评价[J]. 东北林业大学学报, 2010, 38(7): 75-77.
- [29] 邢燕燕, 张艳芳. 农用地碳汇效应估算及时空变化特征分析[J]. 干旱地区农业研究, 2011, 29(3): 203-208.
- [30] 祁承经, 曹福祥, 曹受金. 热带森林碳汇与碳源之争[J]. 生态学报, 2010, 30(23): 6613-6623.
- [31] ANNIE L P, MIGUEL B R S. Assessing temporary carbon sequestration and storage projects through land use, land-use change and forestry: Comparison of dynamic life cycle assessment with ton-year approaches [J]. Climatic change, 2012, 115: 759-776.
- [32] 孟伟庆, 吴统蕾, 王中良. 湿地生态系统碳汇与碳源过程的控制因子和临界条件[J]. 生态环境学报, 2011, 20(8): 1359-1366.
- [33] ADMA S R L. Net carbon sequestration potential and emission in Home Lawn Turfgrasses of the United States [J]. Environmental management, 2013, 51: 198-208.
- [34] SI C H, MA Y Q, LIN C X. Red mud as a carbon sink: Variability, affecting factors and environmental significance [J]. Journal of hazardous materials, 2013, 244: 54-59.
- [35] WANG J, EPSTEIN H E. Estimating carbon source-sink transition during secondary succession in a Virginia valley [J]. Plant soil, 2013, 362: 135-147.
- [36] ARANJUELO L, CABRERA-BOSQUET, ARAUS J L, et al. Carbon and nitrogen partitioning during the post-anthesis period is conditioned by N fertilization and sink strength in three cereals [J]. Plant biology, 2013, 35: 135-143.
- [37] DAWIT S, JOHANNES L, JENNIFER H, et al. Micro-and nano-environments of carbon sequestration; Multi-element Stxm-Nexafs spectromicroscopy assessment of microbial carbon and mineral associations [J]. Chemical geology, 2012, 329: 53-57.
- [38] DARISO A F, DAVID T. Soil carbon sequestration in prairie grasslands increased by chronic nitrogen addition [J]. Ecology, 2012, 93: 2030-2036.
- [39] DANIEL R S, TOBY J T, AMANDA W K, et al. Short-term soil carbon sink potential of oil palm plantations [J]. GCB bioenergy, 2012, 4: 588-596.
- [40] NARENDRA K L, ANCHAL S S, PATNAIK U S. Soil carbon sequestration and erosion control potential of hedgerows and grass filter strips in sloping agricultural lands of eastern India [J]. Agriculture, ecosystems and environment, 2012, 158: 31-40.
- [41] BRENT M S, THOMAS W G. Value chains for bio-carbon sequestration services: Lessons from contrasting cases in Canada, Kenya and Mozambique [J]. Land use policy, 2013, 31: 81-89.
- [42] 朱广芹, 韩浩. 基于区域碳汇交易的森林生态效益补偿模式[J]. 东北林业大学学报, 2010, 38(10): 109-111.
- [43] 刘峰江, 李希昆. 生态市场补偿制度研究[J]. 昆明理工大学学报(社会科学版), 2005, 20(1): 38-40.
- [44] 谢淑娟, 匡耀求, 黄宁生. 中国发展碳汇农业的主要路径与政策建议[J]. 中国人口·资源与环境, 2010, 20(12): 46-51.
- [45] AMELIA N P, JURG M M, PETER B K, et al. Reaction path modeling of enhanced in situ CO₂ mineralization for carbon sequestration in the peridotite of the Samail Ophiolite, Sultanate of Oman [J]. Chemical geology, 2012, 33: 86-100.

(上接第 51 页)

- [7] TROYER A F. Phenotypic selection and evaluation of maize inbreds for adaptedness [J]. Plant breeding reviews, 2007, 28(4): 101-123.
- [8] TOLLENAAR M, LEE E A. Dissection of physiological processes underlying grain yield in maize by examining genetic improvement and heterosis [J]. Maydica, 2006, 51: 399-408.
- [9] VEGA C R, ANDRADE F H, SADRAS V O. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize [J]. Field Crops Res, 2001, 72: 163-175.
- [10] ECHARTE L, ANDRADE F H. Harvest index stability of Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993 [J]. Field Crops Res, 2003, 82: 1-12.
- [11] BORRAS L, SLAFER G A, OTEGUI M E. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: A quantitative reappraisal [J]. Field Crops Res, 2004, 86: 131-146.
- [12] SARLANGUE T, ANDRADE F H, CALVINO P A. Why do maize hybrids respond differently to variations in plant density [J]. Agron J, 2007, 99: 984-991.
- [13] MADDONNI G A, OTEGUI M E, CIRILO A G. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation [J]. Field Crops Res, 2001, 71: 183-193.
- [14] OTEGUI M E, RUIZ R A, PETRUZZI D. Potential grain yield of maize in a temperate humid region. Modelling hybrid and sowing date effects [J]. Field Crops Res, 1996, 47: 169-178.
- [15] LIU W M, TOLLENAAR M, DEEN W. Within-row plant spacing variability does not affect corn yield [J]. Agron J, 2004, 96: 275-280.
- [16] SUBEDI K D, MA B L, SMITH D L. Response of a leafy and non-leafy maize hybrid to population densities and fertilizer nitrogen levels [J]. Crop Sci, 2006, 46: 1860-1869.
- [17] LUQUE S F, CIRILO A G, OTEGUI M E. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids [J]. Field Crops Res, 2006, 95: 383-397.
- [18] TOKATLIDISA I S, HASB V, MELIDIS V C. Maize hybrids less dependent on high plant densities improve resource-use efficiency in rainfed and irrigated conditions [J]. Field Crops Res, 2011, 120: 345-351.
- [19] ECHARTE L, TOLLENAAR M. Kernel set in maize hybrids and their inbred lines exposed to stress [J]. Crop Sci, 2006, 46: 870-878.
- [20] LIU W D, TOLLENAAR M. Response of yield heterosis to increasing plant density in maize [J]. Crop Sci, 2009, 49: 1807-1816.
- [21] IGNACIO A C, TONY J V. A comprehensive study of plant density consequences on nitrogen uptake dynamics of maize plants from vegetative to reproductive stages [J]. Field Crops Res, 2011, 121: 2-18.
- [22] BOLANOS J, EDMEADES G O. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize [J]. Field Crops Res, 1996, 48: 65-80.
- [23] BORRÁS L, MADDONNI G A, OTEGUI M E. Leaf senescence in maize hybrids: Plant population, row spacing and kernel set effects [J]. Field Crops Res, 2003, 82: 13-26.
- [24] RAJCAN I, TOLLENAAR M. Source:Sink ratio and leaf senescence in maize. I. Dry matter accumulation and partitioning during grain filling [J]. Field Crops Res, 1999, 60: 245-253.