

一个对双穗玉米突变体(*twins*)的鉴定

孙淑凤¹ 贾 森^{2,3} 张喜华¹ 史振声¹

(¹ 沈阳特亦佳玉米科技有限公司, 辽宁沈抚示范区 113122; ² 绥化学院农业与水利工程学院, 绥化 152061;

³ 沈阳农业大学, 辽宁沈阳 110866)

摘要:对双穗玉米(*twins*)是沈阳特亦佳玉米科技有限公司选育获得的一个玉米突变体, 编号 18-1S, 该突变体表现为一个叶腋中并列着生两个大小相同的果穗(双胞胎)。以其野生型近等基因系 18-1D 为对照, 对对双穗突变体进行形态特征、产量及产量构成因素等性状鉴定。结果表明: 18-1S 株高、叶片、叶面积、株型等形态指标与 18-1D 没有明显差异, 穗长、穗粗、穗粒数、籽粒产量和叶绿素含量有一定程度降低; 但 18-1S 每株收获 2 个甚至 4 个果穗(上下 2 个叶腋各结 2 个果穗), 因此较对照 18-1D 增产极显著, 达到 36.66%, 繁殖率提高 55.30%, 具有较高的生产应用潜力。

关键词:对双穗玉米; 形态; 产量; 源; 库

玉米的产量由单位土地面积上的穗数、每穗粒数、粒重三因素构成, 其中单位面积穗数是最活跃的因素, 而增加每穗粒数和粒重的难度很大。因此提高单位面积穗数成为全世界玉米育种和栽培专家的研究重点, 比如增加单位面积种植密度来提高穗数, 即选育适合密植、抗倒伏、耐遮荫、抗旱以及抗病性强的玉米品种, 再配套以密植高产栽培技术^[1-6]。然而, 受气候、土壤、肥水、田间管理水平以及农民种植习惯等限制, 增加密度是个渐进的过程且存在瓶颈。

长期以来, 育种家希望选育出一种双穗型玉米品种来大幅度增加单位面积上的穗数, 实现大幅度增产, 同时提高资源利用效率。目前, 对上下节位都能结穗的双穗型玉米品种研究及应用较多^[7-12], 但一个节位成对生长 2 个果穗的对双穗玉米还未见报道。沈阳特亦佳玉米科技有限公司在选育超甜玉米自交系过程中发现一个对双穗突变, 通过连续多代

的自交分离和纯合, 获得一个对双穗玉米突变体系 18-1S, 和相同遗传背景单穗近等基因系 18-1D。该突变体表现为同一个叶腋中并列着生两个大小相同的果穗, 类似双胞胎, 因此称其为 *twins*。本研究以单穗玉米近等基因系 18-1D 为对照材料, 开展对双穗玉米产量及性状鉴定, 研究 *twins* 的潜在应用价值, 探索利用 *twins* 突变体提高单位面积穗数、挖掘玉米增产潜力的新途径。

1 材料与方法

1.1 试验材料 试验材料为对双穗玉米突变体 18-1S 及其单穗近等基因系 18-1D, 均为超甜型甜玉米自交系(*sh2sh2*), 二者的遗传背景相同。18-1D 为正常结穗的野生型玉米, 即一个叶腋内着生 1 个果穗; 18-1S 为对双穗型玉米, 在一个叶腋处着生一对果穗。试验材料由沈阳特亦佳玉米科技有限公司选育并提供。

1.2 试验设计 试验采用大田试验方法进行, 试验地点在沈阳特亦佳玉米科技有限公司试验田。试验采用随机区组排列, 3 次重复。12 行区, 行距 0.6m, 行长 10m, 小区面积 72m², 3 次重复, 种植密度为 67500 株/hm², 田间管理同当地生产田。

基金项目:辽宁省自然科学基金(2020-MS-331); 绥化学院科研创新团队项目(SIT05002); 黑龙江省 2020 年度普通高等学校青年创新人才培养计划项目

通信作者:史振声

[11] 沈锦骅, 李梅芳, 陈银全, 章振华. 花药培养在水稻品种改良上的应用. 中国农业科学, 1982(2): 15-19

[12] 贺梅, 宋冬明, 张丽萍, 黄少锋. 水稻花药培养中常见问题及防治措施. 北方水稻, 2010, 40(5): 50-51

[13] 向发云, 宋志红, 曾祥国, 吴金平, 刘凯, 王新刚, 吴润玲, 冯小明, 游艾青, 顾玉成. 外源脯氨酸及水分胁迫对水稻花药培养效率的影响. 湖北农业科学, 2007, 46(6): 861-863

(收稿日期: 2022-06-08)

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶面积指数测定 每小区连续标记 10 株,于苗期、拔节期、大喇叭口期、抽雄期、吐丝期、灌浆期和乳熟期测量叶面积,展开叶叶面积 = 长 × 宽 × 0.75,未展开叶叶面积 = 长 × 宽 × 0.50。叶面积指数(LAI) = 单株叶面积 × 单位土地面积株数 / 单位土地面积。

1.3.2 叶向值测定 在成熟期选择 10 株有代表性植株,记载玉米果穗叶及其上下叶各叶叶夹角(θ)、高点长(叶基至最高点距离, Lf)、叶长(L),计算出 3 片叶的平均叶夹角和叶向值代表全株叶夹角、叶向值。叶夹角为叶片与茎秆的锐角角度。叶向值(LOV, Leaf orientation value) = $\sum [(90 - \theta) \times (Lf/L)] / n$ (n 表示测定叶片数)^[13]。

1.3.3 叶片叶绿素含量(SPAD)测定 分别在大喇叭口期、抽雄期、吐丝期、灌浆期和乳熟期测定植株的叶绿素含量,在大喇叭口期和抽雄期测量植株最上面全展叶的基部、中部、尖部,吐丝期至乳熟期测量棒三叶,用 SPAD-502 叶绿素计(日本美能达公司)测定,每个自交系随机测定 10 株,计算 SPAD 平均值。

1.3.4 生物产量的测定 分别在拔节期、大喇叭口期、抽雄期、吐丝期、灌浆期和成熟期测定玉米植株茎、叶及穗的干物质积累量,105℃下杀青 30min 后,75℃烘干至恒重即为干重。

1.3.5 繁殖率的测定 繁殖率即每一植株结实的粒数。

1.3.6 果穗性状的测定 成熟期进行取样测产,每小区随机取有代表性的 30 穗称重,带回室内考种。考察果穗长、秃尖、穗粗、穗行数、行粒数、千粒重。收获果穗全部脱粒后自然风干,用水分仪测定水分后,按 14% 含水量计算折合产量。

1.4 数据处理 用 Microsoft Excel 处理数据并作图,用 DPS 进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 对双穗玉米突变体的形态特征 农艺性状调查表明,18-1S 与 18-1D 的根、茎、叶、雌穗和雄穗形态正常,二者表型相同。芽鞘绿色,叶片中绿色,叶缘绿色,颖壳绿色,花粉囊黄色,花丝绿色,苞叶上具小箭叶。茎秆粗壮,叶片较宽,株型较平展,雄穗分枝数 15~20 个,成株叶片数 24 片。株高在 160~170cm 之间,穗位高 70cm 左右,茎粗

1.5~1.8cm,生育期 130d。支持根发达,根系下扎较深,抗倒能力强。

不同的是对双穗突变体一个穗位叶叶腋处成对着生 2 个果穗,且下位节叶腋也同样成对着生对双穗。成对着生的 2 个果穗穗柄基部相连(图 1)。野生型对照 18-1D 的穗柄着生部位的节间形成一个半圆形凹槽,容纳一个穗柄。18-1S 结穗节上的节间形成两个凹槽,容纳 2 个穗柄,观察节间截面,18-1D 节间凹槽呈半圆形,18-1S 横截面凹槽为“3”字形。每个穗柄上着生 1 个果穗,18-1S 穗柄稍短于 18-1D,但穗柄节数即苞叶数相同;18-1S 吐丝稍迟缓,较 18-1D 晚 2d。18-1S 所结双胞胎果穗长度差异不显著,但较野生型 18-1D 短 2.1cm(果穗性状详见 2.5 节)。



a: 对双穗突变体植株的上下节位各成对着生 2 个果穗; b: 对双穗突变体的双胞胎果穗和果柄; c: 对双穗突变体穗位节间的侧面; d: 对双穗突变体和野生型穗位节间的横截面

图 1 对双穗突变体植株的果穗着生状态

2.2 对双穗突变体叶面积指数和发育动态 叶片是最重要的光合器官,对突变体叶片的发育动态测定结果表明(图 2),对双穗突变体 18-1S 的叶面积

指数及其动态变化趋势与野生型 18-1D 一致,均呈先上升后下降趋势,在吐丝期叶面积指数达到最大值,之后逐渐下降。苗期至抽雄期 18-1S 叶面积指数与 18-1D 没有明显差异,吐丝期之后开始出现差异。吐丝期、灌浆期、乳熟期 18-1S 叶面积指数比 18-1D 分别低 4.95%、7.74% 和 9.89% ($P>0.05$),但从 3 个时期均较单穗系有小幅降低的情况看,说明二者之间存在一定联系。对双穗突变体成株期叶面积与野生型相同,但随着籽粒发育、灌浆,叶片营养转移加快,叶面积开始下降。吐丝期至乳熟期,对双穗突变体叶面积指数下降幅度为 35.07%,野生型降幅为 31.50%。

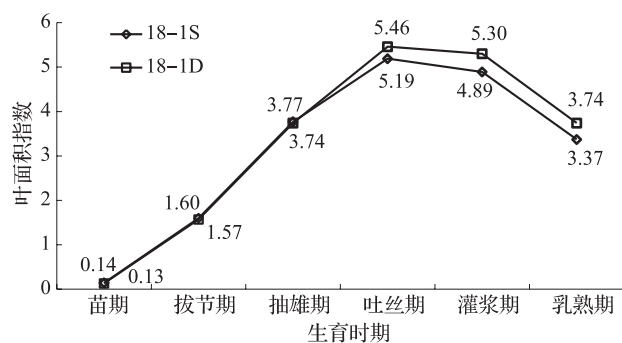


图2 对双穗突变体 18-1S 叶面积指数动态变化

2.3 对双穗突变体植株生长及动态变化 拔节期至成熟期对双穗突变体的干物质产量呈线性增长 (R^2 为 0.9512),拔节期至抽雄期 18-1S 与 18-1D 之间干物质产量没有明显差异,抽雄期之后逐渐产生差异并越来越大,在成熟期差异达到最大(图 3)。18-1S 的干物质积累速度明显高于 18-1D。吐丝期至成熟期,18-1S 和 18-1D 干物质产量分别增长了 117.40% 和 85.77%,成熟期对双穗突变体生物产量较野生型高出 24.05%。

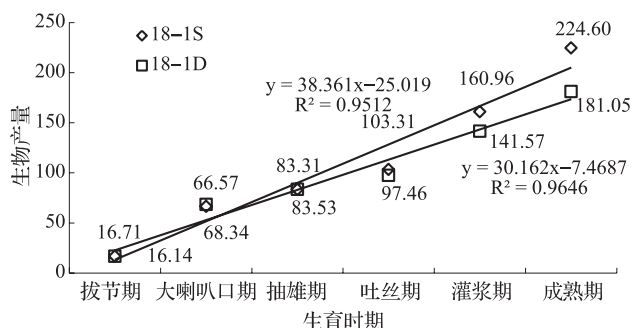


图3 对双穗突变体的生物产量动态变化

2.4 对双穗突变体 SPAD 值及动态变化 由图 4 可以看出,对双穗突变体 18-1S 与野生型 18-1D 的 SPAD 变化趋势相同,呈先上升后下降的趋势,吐丝期达到最大值,之后开始下降。对双穗突变体 18-1S SPAD 值始终低于野生型 18-1D,吐丝期、灌浆期、乳熟期,二者之间的差异较大,但并未达到显著水平。突变体 18-1S 分别比野生型 18-1D 低 4.21%、3.97% 和 1.69%。18-1S 和 18-1D 乳熟期叶绿素含量比吐丝期分别下降了 11.77% 和 14.03%。

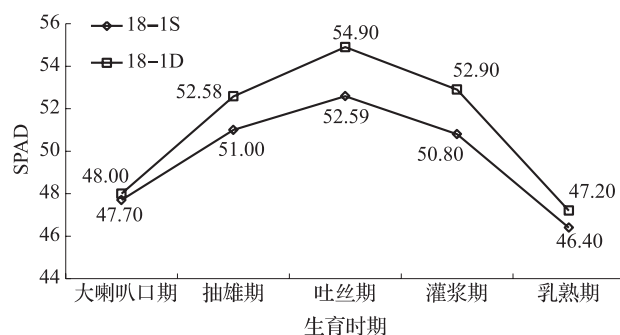


图4 对双穗突变体 18-1S 的 SPAD 动态变化

2.5 对双穗突变体的果穗性状及产量 从表 1 可以看出,对双穗突变体 18-1S 的穗长、穗粗、行粒数、千粒重均比野生型 18-1D 有所降低,降低幅度在

表1 对双穗突变体成熟期的果穗及产量性状

性状	18-1S	18-1D (CK)	较CK ± (%)
穗长 (cm)	10.97a	13.10a	-16.26
秃尖 (cm)	0.24bB	0.31aA	-22.58
行数	13.99a	14.94a	-6.36
行粒数	22.48b	27.10a	-17.05
穗粗 (cm)	4.11a	4.52a	-9.07
轴粗 (cm)	2.48a	2.76a	-10.14
繁殖率	628.80aA	404.90bB	55.30
粒深 (cm)	1.10a	1.14a	-3.51
叶片、叶鞘干重 (g)	73.40a	77.50a	-5.29
单穗产量 (g)	38.64bB	56.55aA	-31.67
单株产量 (g)	77.28aA	56.55bB	36.66
生物产量 (g)	224.60a	181.05a	24.05
经济系数 (%)	34.42a	31.40a	9.62
千粒重 (g)	125.03a	143.31a	-12.76
产量 (kg/hm ²)	4636.86aA	3392.87bB	36.66
出籽率 (%)	75.79a	71.32a	6.27

同行不同大、小写字母分别表示在 0.01、0.05 水平上差异显著

9.07%~17.05% 之间,单穗产量降低 31.67%;而繁殖率即单株粒数增加 55.30%,出籽率提高 6.27%,经济系数提高 9.62%,单株产量提高 36.66%,达到极显著水平。对双穗突变体单株生物产量达到 224.60g,比野生型高 24.05%。叶片、叶鞘干重为 73.40g,较野生型低 5.29%。

3 结论与讨论

综合上述试验结果,对双穗突变体 18-1S 的株高、叶片、叶面积、株型等形态指标较野生型 18-1D 没有明显差异,但 18-1S 一个叶腋生有 2 个果穗,每株可结成熟果穗 2 个,有的单株上下位均可结穗即每株 4 穗。由于成对着生的果穗处于同等地位,进行平行性发育,2 个果穗大小一致,而不容易因逆境胁迫形成单穗或 1 大 1 小。可见对双穗玉米在增加单位面积穗数上具有巨大潜力。对双穗突变体的穗长、穗粗、穗粒数、籽粒产量比野生型有一定程度降低,意味着形成双穗以后如何满足果穗的正常发育仍有潜力可挖;在同样栽培条件下,对双穗突变体 18-1S 单株产量增加 36.66%,说明此类型的多穗型品种或种质对提高玉米产量具有较高的研究价值;繁殖率提高 55.30%,使得以其作母本制种时将大幅度提高杂交制种的产量和经济效益;对双穗玉米使土壤、肥料、水分等资源的利用效率大幅度提高,对降低玉米种植成本具有重要意义;综合生物产量和籽粒产量进行分析,植株干物质的增加主要发生在吐丝期之后,双穗系产量的大幅度增加显示出成熟时植株的生物产量主要源于果穗(包括穗柄、穗轴、籽粒、苞叶)的增加,也即主要营养体产量并未增加且叶绿素含量也有所降低,但籽粒产量却大幅度增加,其物质来源是否由于对双穗玉米的干物质积累和物质运输的速度、效率的提高?该研究结果暗示,在源流库相互作用中,籽粒库容量可能是产量的首要限制因子,而源和流则处于从属或被动地位。这种现象是否意味着,单穗品种通常情况下各器官可能拥有较多的甚至是剩余的养分配积,当库被扩充时这些物质就可以被分配运输到库中?库的扩增是否对源和流产生拉动或刺激作用,即营养器官的生理生化功能是否产生积极响应,都有待通过生理生化方面的进一步研究揭示。上述结果中发现,对双穗突变体生育后期的绿叶面积下降明显较早较快,且粒重降低程度较大,败育增加,两者之间

可能存在关联,这些现象产生的生理机制还需进一步研究。同时,从栽培学角度分析,通过给双穗玉米增加肥料和水分供应,延长持绿时间,充分发挥双穗玉米增库的作用,使每个单穗的产量更接近野生型品种,双穗玉米的增产幅度有望达到 50%,甚至更高。

对双穗玉米产生的根源在于对双穗基因型的获得。无疑,该基因的挖掘和利用对玉米育种具有重大意义。特别是在高密度栽培条件下,通过增加株数来增加单位面积穗数的难度越来越大,对双穗玉米突变体可作为探讨大幅度增加单位面积穗数的新途径。

参考文献

- [1] 曹改萍,董红建,侯波,曹计云,张正. 密度对不同玉米品种产量及其构成因素的影响. 山西农业科学, 2021, 49 (11): 1290-1294
- [2] 裴志超,张伟强,周继华,郎书文,王俊英,张蒙飞. 干旱胁迫对不同基因型玉米产量及其构成因素的影响. 玉米科学, 2019, 27 (4): 115-121
- [3] 郝路平,李莎莎. 玉米产量构成因素及夏玉米高产栽培技术. 现代农村科技, 2019 (4): 18
- [4] 燕树锋,刘海芳,铁双贵,卢彩霞,齐建双,岳润清,韩小花,郭书磊. 黄淮海玉米主栽品种耐阴性比较研究. 分子植物育种, 2017, 15 (8): 3210-3217
- [5] 王小博,常晓,谢瑞芝,吴嫒,杨兆生,燕博文,杨青华,李少昆,李健. 玉米自交系耐阴性鉴定与评价. 玉米科学, 2020, 28 (2): 18-24
- [6] 李红伟,江艳平,贾双杰,赵国强,王泳超,杨青华,刘天学,李潮海,邵瑞鑫. 干旱胁迫影响玉米穗发育的研究进展. 玉米科学, 2020, 28 (2): 90-95
- [7] 王巍. 双穗型玉米穗发育特点及其调节的研究. 玉米科学, 2002 (2): 71-75, 77
- [8] 王志永,赵明,李连禄. 单株穗数对玉米后期物质生产的影响. 玉米科学, 2007 (1): 33-36
- [9] Coors J G, Bures E J. Ear-fill effects on field and quality of silage corn. Crop Science, 1997, 37: 243-247
- [10] 山东农学院玉米育种科研组,山东农学院玉米栽培科研组,山东农学院同位素研究组. 双穗型玉米光合产物的运输与分配. 植物杂志, 1977 (4): 17-19
- [11] 郑永照,岳杨,王提江,董永春,夏海丰,李岩,张明坤,孟令斌. 多穗型玉米研究进展. 农业科技通讯, 2013 (10): 27-29
- [12] 李莹,石海春,柯永培,杨重云. 玉米分蘖性和多穗性的遗传研究进展. 玉米科学, 2009, 17 (2): 56-59
- [13] Pepper G Z, Pearce R B, Mock J J. Leaf orientation and yield of maize. Crop Science, 1977, 17 (6): 883-886

(收稿日期: 2022-06-20)