

魏燮中
吴兆苏
吴纪民
俞世蓉
徐 勇

小麦株型结构分析 与产量育种咨询系统

国家自然科学基金资助项目

东南大学出版社

小麦株型结构分析 与产量育种咨询系统

魏燮中 吴兆苏 吴纪民 俞世蓉 徐 勇
(著)

国家自然科学基金资助项目

东南大学出版社

内 容 简 介

此书系统地综述了国内关于小麦株型的研究结果,并在此基础上,借助于 Monsi Saeki 为代表的学者关于冠层结构与光辐射和物质生产关系的学术思想,建立了定量评估不同生态条件下小麦合理株型,以及株型参数的基因型间差异的方法——“株型结构分析法”。此方法编成了计算机程序列于附录中。这一方法简单、可靠,田间工作量小,并可依靠计算机而得到大量信息。作者应用此方法以长江下游、四川盆地、甘肃河西走廊生态条件为例分析了这三个地点在一定产量和品质要求下所应有的合理株型。最终以计算机产量育种咨询系统加以总结,目的在于给特定生态条件下小麦产量育种的形态指标作出定量的回答。此书可作大专院校师生、小麦育种工作者、作物育种学家之参考用书。

小麦株型结构分析与产量育种咨询系统

魏壁中等著

东南大学出版社出版发行

南京四牌楼2号

江苏农科院印刷厂印刷

开本787×1092毫米 1/32 印张11.8 字数276千字

1991年6月第1版 1991年6月第1次印刷

印数: 1—1000册

ISBN 7—81023—475—7

S.9 定价: 4.00元

责任编辑 王小然

前 言

1980年,南京农业大学小麦品种研究室在吴兆苏教授主持下接受了农业部04课题中的一个专题——“小麦经济性状遗传规律研究”。从那时起,小麦株型的研究就一直是我室承担的小麦育种基础理论研究中的课题之一。十年来,全国小麦育种攻关协作组和国家自然科学基金委员会在研究内容上给以指导,在科研经费上给予资助才使这历时十年的预期研究目标得以基本完成。

自然科学的进展往往是由定性走向定量。在育种学领域中,数量遗传学家就做过大量工作,其中选择指数可以称作这种探索的典例。高等植物是一极其复杂的有机体,生物与环境之间又有着错综的相互作用关系。育种学家在大量生物学现象面前寻找真实的、为人类所需的变异,选育了一批又一批新品种,在此期间积累了大量经验。这些经验是急待于总结的,但是定量地总结这些经验是一件极其困难的事。我们的研究主要着眼于“株型”性状。这是一种尝试,因为育种学也象其他自然科学一样,也将逐渐由纯经验方法走向定量的、推理的境界。这一方面需要建立各种数学的、遗传的模型。另一方面还需有工具和方法的改进。

“株型结构分析法”(The method of planttype architectural analysis,简称 PTAA)的基本构思借助于以 Monsi-Sacki 为代表的学者关于冠层结构与光辐射和物质生产关系的学术思想。目的是建立一个定量地评估不同生态条件下的小麦合理株型(Optimum planttype),以及株型参数的基因型间差异的方法。本书前四章是对这一课题的综述。除

了介绍近代国内外学者在此方面的研究之外，还查阅了一批记农书，专辟一节介绍了我国古农书有关禾谷类作物株型的古载。第五到第七章是建立“株型结构分析法”的基础研究，目的在于给冠层内营养器官的垂直分布给出简易可行的田间测定方法。第八章则是这一目标的贯彻。九、十两章利用“株型结构分析法”所得出的信息分析群体中生殖器官的合理分布。十一章和附录中的“小麦产量育种目标咨询系统”则将全书内容贯穿起来，举以研究实例探讨特定生态条件下，一定产量与品质目标下有关合理株型与产量构成因素的问题。由于株型是一种综合性状，株型又与许多其它性状相关联。只有在这些性状的互作关系得到协调之后，“合理株型”的合理性才可得以表达。因而选择这样的“合理株型”是否可能，需要多大的基础群体供选择之用才得以保证选择的概率是需探讨的问题。故此我们单辟了一章——第十二章探讨了多性状选择方法和多性状选择时群体规模估计的方法。

由于我们的研究方法借助数学分析株型性状，这是一种探索，希望我们的研究能通过实践检验而为育种学家所接受。因此，对于我们自己建立的数学式不嫌其烦地将推导过程一一列出，便于同行专家的检验和了解。

此书曾油印成讨论稿征求过同行专家的意见，1985年还开过学术讨论会。同行专家们提出的宝贵意见使此书在定稿时修正了许多不当之处，我们在此表示感谢。但是可以想见，作为一种探索，作为一种尝试，现在这本书也定然会有许多谬误。在此书得以公开出版之际，我们诚恳地祝愿能得到广大读者的批评、教正。

我们也要感谢东南大学计算机系结构教研室的老师在建立小麦育种目标咨询系统过程中所给予的帮助。感谢东南大学出

版社编辑同志在编辑此书过程中所做的大量工作。感谢南京农业大学农学系作物遗传育种专业84届以来在我们的试验中做毕业论文的研究生和本科生同学，他们为这一研究做了大量田间工作，提供了许多宝贵资料。

作者 1990年12月于南京

目 录

第一章 株型的生物学意义.....	(1)
第一节 株型的定义.....	(1)
第二节 株型研究的出发点.....	(5)
第二章 株型研究的历史.....	(8)
第一节 株型育种源起于矮化育种.....	(8)
第二节 我国古农书关于禾谷类作物株型及其生态表现的记载.....	(10)
第三章 C. M. Donald 的学术观点与“全息生物学”简介.....	(25)
第一节 Donald 的学术观点.....	(26)
第二节 对Donald学说的一些认识.....	(27)
第三节 全息生物学与株型.....	(32)
第四章 植物群体生态学派的学术观点.....	(37)
第一节 栽培与育种试验中的产量分解.....	(37)
第二节 生长分析学派与生长分析法.....	(39)
第三节 生理生态学家对群体光合的研究.....	(49)
第四节 株型与作物产量.....	(60)
第五节 光辐射资源与小麦光合潜力产量.....	(63)
第六节 “源-流-库”学说.....	(74)
第七节 间作的理论与实践给予的启发.....	(82)

第五章 小麦的相关形态——(I) 茎与节间………… (88)

第一节 节间长度的估计………… (88)

第二节 估计节间长所需的田间测定………… (94)

第三节 株高构成指数法估计节间长的几个实例
………… (96)

第四节 株高构成因素在杂种后代中的遗传表现
………… (102)

第五节 株高构成指数的数学性质………… (115)

第六章 小麦的相关形态——(II) 叶鞘………… (132)

第一节 叶鞘面积………… (132)

第二节 叶鞘长度………… (135)

第三节 以叶鞘为中心的某些相关形态………… (138)

第七章 小麦的相关形态——(III) 叶片………… (141)

第一节 叶面积的参数估计………… (141)

第二节 叶长(l)、叶尖长(l')、叶宽(B)、
叶基宽(b)的间接估计………… (145)

第三节 叶长(l)、叶尖长(l')、叶宽(B)、
叶基宽(b)经验回归公式的检验………… (148)

第四节 叶面积估算参数的相关形态………… (151)

第八章 叶面积指数垂直分布估测………… (159)

第一节 叶面积指数的估测………… (159)

第二节 单叶的空间分布………… (163)

第三节 叶着生点定位………… (176)

第四节	叶面积指数垂直分布估测实例·····	(176)
第五节	叶面积指数垂直分布函数·····	(188)
第六节	叶面积垂直分布的曲线拟合·····	(206)
第九章	竞争与株型·····	(212)
第一节	群体的概念·····	(212)
第二节	群体的反馈作用·····	(215)
第三节	竞争及其数量化表达·····	(223)
第四节	竞争系数在育种学上的应用·····	(229)
第五节	竞争系数概念的一点说明·····	(235)
第十章	穗层整齐度·····	(237)
第一节	穗层整齐度在育种学上的意义·····	(237)
第二节	影响穗层整齐度的原因与因素·····	(238)
第三节	株型结构分析与穗层整齐度·····	(240)
第四节	穗层整齐度的表达方法·····	(244)
第五节	穗层整齐度调查实例·····	(247)
第十一章	株型结构分析法评估特定生态条件下 的小麦合理株型·····	(250)
第一节	从产量构成因素的负相关中寻求育种目标 ·····	(250)
第二节	株型与消光系数·····	(256)
第三节	形成产量所需之能量·····	(258)
第四节	消光系数的模拟·····	(263)
第五节	利用株型结构分析法评估特定生态 条件下合理的叶水平角动态的实例·····	(264)

第十二章 株型与产量性状选择时群体规模的估计	
.....	(281)
第一节 多性状选择的方法.....	(281)
第二节 选择时群体规模的估计.....	(287)
第三节 多性状同步选择时的群体规模估计	
.....	(290)
第四节 以多维正态分布估计群体规模的计算实例	
.....	(299)
附录一 小麦育种目标咨询系统数学模型	(314)
附录二 计算叶面积指数垂直分布的计算机程序	
PTAA—1986 (Basic语言)	(340)
附录三 拟合叶面积指数垂直分布密度曲线	
的计算机程序—“PTAA—1990”	(348)
附录四 成都、南京、黄羊镇小麦灌浆期日辐射量表	
(1957—1977年之平均值)	(353)
附录五 辐射量与光能因子单位及近似转换	(355)
附录六 我国小麦种植面积、总产与单产历史资料	
.....	(356)
参考文献	(359)

第一章 株型的生物学意义

第一节 株型的定义

“株型”(plant type)一词本身就给人以一种似可意会,难于言传的印象。给“株型”下一个明确的定义更是困难的事。因为,“株型”是一个综合性状,是由数个可以独立研究的形态性状综合反映出来的外观视觉形象。“株型”不是单位性状,不能作独立的遗传分析,而是植株所表现的性状总体。

对于株型,武田(1973)曾定义为:“负担着植株,把所接受的光能均匀地分配到群体全部叶层,这一项任务的功能总体”。角田(1975)则定义为植物体在空间的存在形式,由“株型”进而到“理想型”(Ideotype),是株型概念的一种演进。Stig Blixt曾将理想型定义为,“在一个特定的环境中,植物育种工作将在一个长时间中曾规定而又规定的为他们所想要的植株,并在耕作制度,农艺技术改变时,也相应地稳定改变的理想株型”。他们定义理想型为:“在一定的数量与质量的产品需要中,能生产出所需的产物,在生长中的环境变化和以后的随之而来的损失方面,又是影响最小的植物的特殊模式”。用育种学家的语言来说,这无非是高产稳产的意思。

武田的定义仅将株型看作是光能利用的受体。这样的认识是比较片面的,但实际上,这样的认识却又是普遍的观点。对于绿色植物地上部分而言,光合作用无疑是极其重要的过程,但并非唯一的过程。然而许多研究者在研究株型,与改良株型

的育种工作上，都常常把光能利用与物质生产看作是唯一的目
的。

相形之下，角田的观点却是比较全面而容易为人所接受。
这一观点不仅把株型看作植物整个生命过程的受体，而且把它
看作是植物与环境辩证统一的结果。这一结果表达了植物本身
的遗传影响，也表达了遗传因子在特定环境作用下互作的结果。

为了明确株型研究的范畴与研究的目的，就必须给“株
型”以明确的定义。因此，参考了许多作者散见于文献上的意
见，在这里下个定义。当然，这还是一种探讨性的意见。对这
定义的合理性与完善性，是需要实践与时间来加以检验的。

我们定义小麦的“株型”为：**某特定基因型的小麦植株在
特定生态环境下的外观视觉形象及形态学参数的综合表现。**

以上定义是根据下述理由为出发点而确定的。

一、株型研究的对象是个体而不是群体。但这“个体”是
生活在群体中的个体，是生活在具有一定外貌与结构，一定类
别组成，成员之间，成员与环境之间互相作用着的群体之中的
个体。这样的群体其实是一农业群落。习惯上，人们常将这样
的“群落”（Community）称之为“群体”。在这样的群体
中，每个个体都在空间与时间上有一定的位置。株型研究的便
是这样的个体。

在选择过程中，选择的基本对象是单株；选择的基本依据
是形态。因此，株型研究的目的便是为育种工作者提供单株选
择时的形态学依据。但是这个单株的形态以及它所提供的形态
参数应当能反映出这个单株所遗传、繁衍的后代群体结构上的
特性、特征。

株型研究是通过个体来研究群体。因此，在研究的手段和
方法上与植物生理学、植物生态学的研究方法有所不同。

二、广义地说，一个小麦植株的所有器官，其形态与视觉特征都属研究的对象。而就狭义而言，株型研究的对象仅仅指地上部的植株的与产量直接或间接有关的器官形态及其视觉特征。例如，株高、节间配置比例，分蘖多寡和开张程度、叶片的数量、大小、叶与地平面所呈的夹角、乃至叶片的形状和色泽等等。

三、株型所涉及的形态性状多属数量性状，难以明确区分，不作具体定量规定便无从检验某一性状的品种间差异显著程度。而性状之间的某些相对量值，例如叶面积指数，株高构成指数，更非以直观目测所说明。所以定量地描述株型实乃研究株型之必须。对于这一类性状必须通过统计学或植物测量法（phytometry）作量的规定后才得以传递信息。

四、对株型所确立的定义企图排除时间这一因素。在研究方法上有别于生长分析法。

株型研究可以为选择提供依据，就小麦而言，最主要的选择时期是开花到成熟这一阶段。这时营养生长趋于停止，生殖器官开始成熟，外形基本定形。籽粒在颖壳内发育，外形不易察觉。这时进行选择可以比较清楚地察看单株的全貌。

实际上，时间这一因素的绝对排除是不可能的，因为选择是一过程，有时间区间。但是动态的选择过程也是比较的过程，而比较又必须在相同的生育基础上进行。所以在考虑株型时就必须排除时间向量，只考虑在一个相同的生育基础上的比较（例如开花期，或开花后的第二周，或生理成熟期等等）。比较某一特定生育时期时该植株在株型上的特点，株型在基因型间的差异。同时可以更进一步研究某一特定时期株型表征与经济性状之间的关系等等。

五、株型是一综合性状，因而在不同的生态环境下（例如

种植方式、种植密度等等)其表现有一定的差异。因而株型的研究应当是同一时期同一生态条件下的比较研究。

六、株型虽也反映了生殖器官的局部形态,但本身并不是构成产量的因素。株型是获得产量之条件,株型与产量及产量构成因素之间的关系乃是间接关系,应当通过其他途径进行研究。株型也反映了植物的某些生理、生化活动特徵,但株型只是这些生理、生化活动的外部形态表徵。株型的研究只限于形态,植物生理、生化活动本身不属于株型研究的范畴。

七、育种工作者在短暂的选择时节中,面对大量待选材料,其田间工作是十分繁重的。为了使株型研究结果可以应用于育种实践,则必须尽力压缩田间测定的工作量,使株型的观测简单易行。作为某一单项的观测也许比较粗糙,但在比较过程中具有相对的准确性。这是对于株型研究的一点基本的但是实际的要求。

必须指出,正如Stig Blixt所指出的那样,目前对于“理想型”以及株型的研究,大多是以表现型为基础进行研究的。这就使研究方法简单化了。但是,既然株型是一综合性状,则通过表现型转换成基因型加以表达,这是非常困难的事。在目前,做到这一点,无论在材料和知识上都显得欠缺不足。

由上述定义可见,株型研究无可避免地涉及到许多生物科学领域。研究株型涉及到植物遗传育种、植物生理、植物生态、生物数学、农业气象、数理统计诸学科以及有关“源-流-库”学说、生长分析学说、物质生产理论、系统论以及“植物测量法”(phytometry)方面的知识。

因为株型问题,是涉及到冠层几何结构,並涉及到一定的冠层几何结构与其相应的能量场之间的能量转换,所以是非常复杂的问题。对某一特定生态区,一个特定作物最理想的株型

所构成冠层作出描述，必须对这一生态区的生态特点作了解，必须对这生态区对该作物的特定要求作出了解。因而株型研究应当是多学科的研究。

在这方面的研究中，最困难的问题是生物学参数的定量化问题。环境中的物理因素是可以借助仪器来定量的。而生物学参数之定量由于对象是一活体，也由于测定之工作量非常大，其测定方法就成了专门的研究课题。“植物测量法”便是专作此方面研究的学科。

第二节 株型研究的出发点

刘大钧（1977）在论述小麦高产育种问题时曾把产量构成因素归纳为下列分解式：

$$\text{经济产量} = \text{经济系数} \times (\text{光合面积} \times \text{光合效率} \times \text{光合时间} - \text{消耗})$$

上式中括号内的数值积实际上便是作物收获时的生物量。而光合效率根据李明启（1977）的归纳又可以下式来表示：

$$\text{光合效率} = \text{日辐射量} \times \text{有效辐射率} \times \text{叶绿体吸收率} \times \text{光合转化率} \times (1 - \text{冠层漏光率}) \times (1 - \text{冠层反射率}) \times (1 - \text{冠层超光饱和点损失})$$

对产量作分解可得下图。

上图之第一部分是产量的“库”（sink）也就是产量的能力，第二部分是“流”（flow），第三部分是源（Source），第二、第三两部分之综合是实现产量能力的可能性。

第三部分中，有效辐射率是自然因素。叶绿体吸收率，光合转化率是与基因型有关的光合遗传机制，它的改进属高光效育种范畴。漏光率，冠层反射率，超光饱和点损失，光合持续

$$\begin{aligned}
 & \left[\begin{array}{l} \text{单位面积有效穗数} \\ \times \\ \text{平均每穗粒数} \\ \times \\ \text{平均粒重} \end{array} \right] = \left(\begin{array}{c} \text{经济} \\ \text{产量} \end{array} \right) = \left[\begin{array}{c} \text{收获指数} \end{array} \right] \times \left[\begin{array}{l} \text{净同化率} \times \text{叶面积} \times \text{时间} \\ \parallel \\ \text{生物量} \\ \parallel \\ \text{光合效率} \times \text{光合时间} - \text{消耗} \\ \parallel \\ \text{日辐射量} \times \text{有效辐射率} \times \text{叶绿体吸收} \\ \text{率} \times \text{光合转化率} \times (1 - \text{光反射率}) \times \\ (1 - \text{超饱和点损失}) \times (1 - \text{漏光率}) \end{array} \right]
 \end{aligned}$$

图1-1 产量构成因素关系图

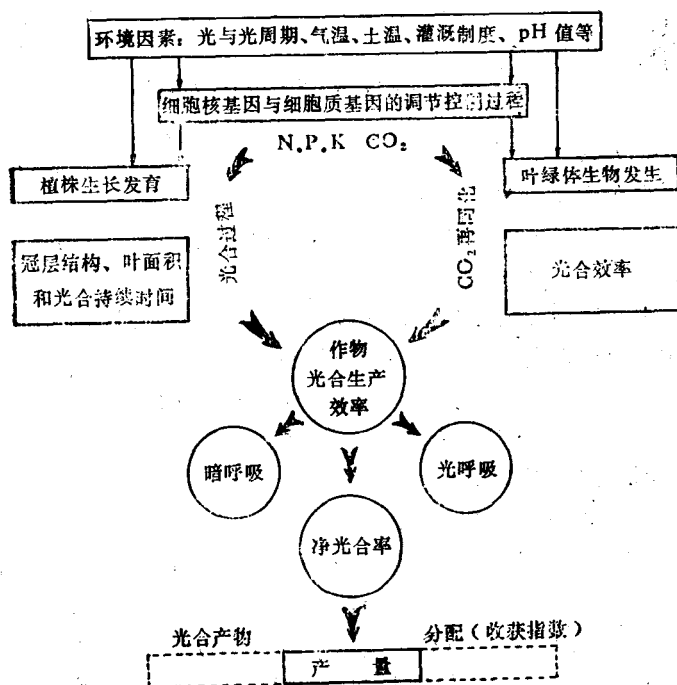


图1-2 作物生产过程示意图

(Nasyrov, YS, 1978)

时间和消耗与作物群体光合状态有关,属株型育种范畴。这里着重论述的是群体的光合状态,着重讨论群体光合状态的遗传改造。

以上所述只是为了进一步分析群体光合能力的方便,对于这方面的研究许多光合生理学者作了更详尽的叙述。例如Nasyrov (1978) 认为提高作物生产率有三条途径: ①使受光系统的冠层处于最优良最合理的状态。②提高光合效率。③光合产物的合理分配和利用。也就是要提高收获指数。这样的观点与我们上面所述是一致的。从Nasyrov绘制的作物生产过程示意图来看也可以加以说明。图的左边是通过创造一个最优化冠层以提高群体光合能力的途径; 右边则是通过提高单叶光合效率, 达到提高作物光合生产效率的途径。这种设想便是提高作物的生物量。

由此我们可以认为: 株型研究之着眼点以改良株型为手段通过提高群体光合效率以提高生物量, 结合收获指数的提高达到提高作物经济产量之目的。