

国外有关水稻理想株形文集(一)

沈阳农学院稻作研究室印

一九八五年五月

目 次

代序

一、作物株型育种

——中国农业百科全书条目……………杨守仁草拟 (1)

二、“理想稻”高产栽培技术概要

……………松岛省三著 王伯伦摘要 杨守仁校审 (4)

三、生物学产量和收获指数作为禾谷类作物育种的标准

……………C.M. Donald等著 厉葆初译 杨守仁校 (8)

四、水稻产量的形态及生理分析……………吉田昌一著 厉葆初译 游修龄校 (21)

五、水稻株型基因的机能和性状表现的研究

……………村井正之著 徐正进 李明生译 曹炳晨校 (44)

作物株型育种

——中国农业百科全书条目

杨守仁草拟

株型育种亦称株形育种。它是以特定的植物形态及植物机能为选择指标,藉以提高光能利用从而达到提高产量的一种理论和方法。

狭义的株型育种是指从几个重要形态性状,如植株高度和叶片姿态来提高耐肥抗倒能力、提高密度和最适叶面积指数,以达到提高光能利用和提高产量的目的。

广义的株型育种便是理想株型育种,或称理想株形育种。它是指在植物形态和植物机能各个有利于提高光能利用的方面,全面而综合地加以考虑,充分利用当地的生态条件,使生物产量和经济系数都能达到应能达到的高度。

作物高产问题复杂。株型育种是侧重于提高作物生产潜力的,因此在育种过程中要特别注意抗病抗逆性能、产品质量和生育期等等,还要根据不同作物及与所适宜的各项栽培措施相结合并充分利用各种生态条件,才能很好发挥它的作用。

历史回顾 种植业的发展必然是一个作物种类及其品种的选择过程。早在六世纪三十年代的著名农书《齐民要术》便提到“早熟者苗短而收多、晚熟者苗长而收少”的早晚、高矮与产量之间的关系问题。辗转千余年,等到近代化肥工业兴起,导致农作物施肥量的激增,终于促进了耐肥抗倒品种的选育和注意到植株高度等株形问题。所以矮化育种自然地成为株型育种的第一阶段。在这一阶段中,作物的单产因此而有所提高是明显的。它的主要特点是矮化作物的高度,通过耐肥抗倒性的改善和叶片姿态的挺直,实现了密度与经济系数的同步增长。二次世界大战结束以后,全世界各种主要农作物的育种都或多或少受到了这一历史发展趋势的有益影响。从日本北海道一百年来水稻品种株高的演变、墨西哥矮秆小麦的问世、中国矮秆籼稻的涌现以及菲律宾半矮秆水稻的传播,都说明了这一育种方向的科学性和有效性。

在株型育种的理论性研究方面,首先是五十年代日本角田重三郎从他对水稻、大豆、甘薯的实验结果提出了耐肥性与株形的关系。到1968年澳大利亚 C.M.杜纳德新创了“ideotype”一字,意为“理想株型”*,提出了在农作物育种中应寻找个体间最小竞争强度的理想。七十年代日本松岛省三又提出从栽培方面如何培育“理想稻”。由此而发展起来的理想株型育种,它的内容和涉及到的范围当然比第一阶段的株型育种大多了。它将不仅有赖于遗传学的发展,亦必将有赖于植物生理学的发展;由此选育出的新品种必将充分利用当地的各种生态条件,而在育成推广时亦必将有赖于与之相适应的栽培措施的配合。可见所有遗传背景、生长中心、器官建成、源库协调、物质基础、群体动态等等都将涉及,因而它是根据各种作物在各地不同条件下获得高产的实际需要的知识密集型的育种科学,即在遗传与生理的

* 指“一种生物模型,可以期望它在一个限定的环境中表现出预定的方式”(a biological model which is expected to perform or behave in a predictable manner within a defined environment)

基础上需要各方面知识的配合。

现状简介 从光能利用总的情况来看，农作物单产水平较高的地区光能利用率已约达百分之二左右，但大多数尚在百分之一以下。

二次世界大战以后，美国为了减少大豆机械收割时的损失就注意到大豆的抗倒伏性和结荚部位。近年在美国中西部大豆主产区则倡用半矮秆的亚有限结荚习性而抗倒伏的品种，实行高肥窄行密植。其后对双交种玉米的适当降低株高、增加种植密度以增加光合生产率方面，选育矮小棉花品种以每株铃少但每亩株多仍可高产而且吐絮一致、便于机械收获方面，也都取得了成效。1965年美国华盛顿州的半矮秆小麦品种Gaines获得每英亩209英斗的高额产量（约合每亩1880斤）。嗣后墨西哥的半矮秆小麦问世，直接或间接大大提高了世界许多地方的小麦单产水平。

1956年中国广东省潮阳县在“南特16号”早粳中发现“矮脚南特”，翌年即证明其有丰产性。但中国有意识的进行水稻矮化育种乃自五十年代中期广东省农业科学院开始。先是育成“广场矮”系统，接着又育成“珍珠矮”、“广陆矮4号”等。嗣后各省区育成矮秆稻种愈多，成效也愈大。到了六十年代中期，中国南方很多籼稻地区基本上已经矮秆化了。同位于菲律宾的国际水稻研究所相比，他们1962年才开始进行水稻育种工作，1966年才育成称为“奇迹稻”的“IR8”。所以就水稻矮化育种的历史来说，中国领先了若干年；而且，不久之后，中国不仅南方的籼稻矮化了，北方的粳稻也逐步矮化了，不仅早稻矮化、晚稻也矮化了。

中国的小麦育种早在五十年代推广的“南大2419”便有秆矮抗倒的优点。到了七十年代，以株型好的品种为突破口，结合高产栽培，许多地方又相继出现了生产潜力可达千斤水平的高产小麦。

在玉米和粒用高粱的株型育种方面，中国也早就做出了成绩。人们在实践中体会到，只有适当矮化和叶片挺直，才可加大种植密度，提高最适叶面积指数和提高经济系数，才有可能在大面积上明显地提高产量。例如玉米如以亩产1500斤为目标，则亩植3000株平均每株产籽粒五两，就不如改善株型使种植密度达4000—5000株而降低平均每株粒重为易于实现。现在一般认为玉米理想株型大致是株高中等偏矮，下部叶片平展而上部则短厚上冲，雄穗主轴粗而分枝少，有一定的双穗率。苗期叶片增长快，后期叶片则要衰老缓慢。又如大豆多采用抗倒伏、主茎粗壮的有限或亚有限长叶品种。至于甘薯和花生，半直立形的新品种也表现出生产潜力有较高的趋势。

理论和方法 人们在不断的育种实践中所积累起来的经验，经过反复验证和科学阐明而成为被人们所广泛接受的理论和方法。例如秆矮与耐肥抗倒性的关系，在很多作物中已证明其正确性，在材料力学中又阐明了一根空心的细长秆其承压能力与其高度的平方成反比。但抗倒与否还与许多因素有关。

就农作物的物质生产及其分配来说，生物产量与经济系数的乘积就是产量。就其地上部的物质生产而言，自与早期生长快慢、最适叶面积指数、净光合生产率、植株高度、群体动态结构及后期叶片功能等等密切相关。经济系数则常与植物高度及主要收获物数量之间密切相关。所以在注意品种特点的同时，要注意栽培措施的合理。

作物的高度及叶片特点，显然与其群体的透光通风有关，因而与其是否适于密植以及最适叶面积指数有关。作物的干物质积累及其产量的高低主要决定于叶面积的大小，所以作物生长的繁茂性关系重大。秆矮有使叶片密集、叶片易于早衰、穗形变小、病虫害较重、影

响籽粒性状等不利之处，也不利于生物产量的提高。对于禾谷类作物叶片直立与光合作用关系的理论推导和生理测定，都已很有说服力，然而在小麦方面至今也有持不同看法的。至于多穗抑大穗，以及分蘖力的强弱，更是辩证性很强，要因地因作物因种种条件而异。

在方法方面，由于杂交后代群体很大，许多生理性状难以一一直接测定而决定取舍，但可分别从形态方面加以推断。例如净光合生产率与比叶重有关，这就可以从叶厚予以估计；叶绿素含量直接与叶色有关；耐寒性可从苗期生长及后期结实情况清楚地看出；其他如分蘖力、耐旱性以及早衰与否等等也都是看得见的性状。因而兼顾到这些看得见的形态性状就可以在在一定程度上兼顾到这些方面的生理性状。所以有人认为作物理想株型育种是当前实际可行的高光效育种，是高产育种的方向。

在杂交后代的筛选过程中，由于株形是看得见的，因而在后代可以狠狠抓住不放，同时改进其他重要性状，特别要注意抗病性、抗逆性、质量好坏以及适应性等。

就水稻育种来说，籼粳稻杂交后代有可能在热带和温带都生长良好，有利于扩大各种性状的变异范围，因而有助于选择到所希望的株形。但籼粳稻亚远缘杂交育种有后代结实性差和不易稳定等缺点，有必要复交或回交。如拟选育粳稻，应以籼稻为母本而以粳稻为父本，以后复交或回交亦仍以粳稻为父本，以保持核质的不同；同理，如拟选育籼稻，则应以粳稻为母本而以籼稻为父本，以后复交或回交亦仍以籼稻为父本。核质不同可能产生优势，已经实验和实践初步证明。

今后发展 株型育种是当代全世界所注目的农作物高产育种的方向。有关的新见解很多，发展也就较快。在当前株型育种进一步走向理想株型育种的时期，人们着重地指出：

1. 要全面考虑各个作物在各地的育种目标，不能有所偏废，但也要有所权衡。小麦、水稻和棉花的某些病害在不少地方很突出，棉花和籼稻的品质问题近年不少地方也亟待努力解决。
2. 要运用植物遗传学和植物生理学两方面的基础知识来搞育种。
3. 要在耐肥抗倒确有保证之下，力求生长量大而同时保持适当的经济系数。增大群体最适叶面积指数仍大有潜力。真正的矮秆必须在很高密度下有较好的表现才可能高产，因此，利弊相较，近年又趋向于半矮秆或株高中等偏矮。
4. 要在早代分选的同时与高产栽培相结合并进行各种鉴定。
5. 要能充分利用当地的生态条件。

参 考 文 献

1. 角田重三郎 1964. Leaf characters and nitrogen response. In 'The mineral nutrition of the rice plant, Proc. Symp. Intern. Rice Research Inst' Johns Hopkins Press, Baltimore: 401—418.
2. Donald, C.M. and Hamblin, J. 1976. The biological yield and harvest index of Cereals as agronomic and plant breeding criteria Advances in agronomy vol. 28
3. 松岛省三 1973. 稻作的改善与技术 (日文) 养贤堂
4. 杨守仁等 1984. 水稻理想株形育种的理论和方法初论, 中国农业科学 3

“理想稻”高产栽培技术概要

松岛省三原著 王伯伦摘译 杨守仁校审

松岛省三所著的《水稻高产栽培》(英文)一书,从光能利用的角度出发,提出了“理想稻”的概念,并且较全面地、系统地介绍了“理想稻”的理论依据、先决条件和培育“理想稻”的栽培措施。

水稻产量是单位面积内的穗数、每穗粒数、成粒率和千粒重的乘积。在通常情况下,由于成粒率和千粒重之间存在着显著的正相关,当穗数固定下来以后,产量主要决定于成粒率,因此,水稻产量又可以表示为单位面积内的粒数和成粒率的乘积。要提高水稻产量,必须同时提高这两个因素。然而,二者之间存在着极显著的负相关,单位面积内粒数的增加,往往导致成粒率的降低。高产栽培时增施氮肥、培肥土壤是重要的。但单位面积内的颖花数主要由土壤肥力决定,如单纯依靠增加土壤肥力特别是拔节期重施氮肥时,将使单位面积内粒数明显增多,抽穗前稻株体内的淀粉积累量变少,最上部的两片叶变得长而披垂,互相遮阴,株形变坏,株高增加,容易倒伏,并且未受精的颖花也有所增加。结果是:水稻植株的长相虽然好看,单位面积内的粒数也很多,但成粒率较低,产量并不理想(日本水稻二十年高产竞赛中的获奖者很多成粒率很高——校审者注)。可见,高产栽培中存在着最适粒数。从物质生产的角度看,净同化率等于单位时间内单位面积叶片的总同化量与呼吸消耗之差。叶面积指数较小时,单位面积叶片的碳同化量和呼吸消耗随着叶面积的增加而增加。叶面积指数达到一定限度后,由于叶片之间互相遮阴,碳同化量就不再增加,但呼吸消耗仍在增加,结果净同化率反而下降。因此,高产栽培中也存在最适叶面积指数。最适叶面积指数一般分布在5—7之间(这是著者写书当时的一般看法——校审者注)。“理想稻”即使在单位面积内粒数较多或土壤并不肥沃时也可以有较高的成粒率,从而可以获得较高的产量,并且可以改善稻米品质。因此,高产栽培时不能不考虑株形。

“理想稻”是指株形比较理想的水稻。“理想稻”至少应具备下列特征:

1. 单位面积内具有获得产量目标所需要的充分必要的粒数。
2. 植株要矮,穗要短,穗数要多。
3. 最上部的三片叶应该短、厚、直立(在生长发育上最上部几片叶子与穗分化是同步的,叶片短与穗大小的关系非常密切,不能不考虑——校审者注)
4. 即使在抽穗后叶片也不褪色。
5. 每个茎秆上有尽量多的绿叶。
6. 在适当的时候抽穗,至少保证抽穗前有15天,抽穗后有25天,共计40天的好天气。

在上述六项先决条件中,除第六项外,其余五项都属于株形的范畴。如果不能人为地控制水稻的株形,使其具备这六项条件,显著地增加水稻产量将是不可能的。

水稻生育过程中,叶片、叶鞘和节间之间存在着一定的同步规律。如以 B_1 、 B_2 、 B_3 ……

分别表示上数第一、第二、第三……片叶的叶片， S_1 、 S_2 、 S_3 ……，分别表示上数第一、第二、第三……片叶的叶鞘， N_1 、 N_2 、 N_3 ……分别表示上数第一（穗颈节）、第二、第三……节间，则水稻植株的叶片、叶鞘和节间一般呈 $[B_1, S_2, N_3]$ 、 $[B_2, S_3, N_4]$ 、 $[B_3, S_4, N_5]$ ……式生长。因此，控制一定部位叶片的长度，就可以同时控制相应的叶鞘和节间的长度。不论什么品种或哪个季节，应用叶龄指数法都可以人为地控制水稻的株形。

水稻的整个生育期可以分为前期、中期和后期三部分。前期指从种子萌发到叶龄指数69时（大约抽穗前43天），中期指叶龄指数69到92时（大约抽穗前43天到20天），后期指叶龄指数92（大约抽穗前20天）到成熟。前期水稻栽培的目标是保证单位面积内有高产所需要的充分必要的粒数。由于“理想稻”的穗较小，必要的粒数必须由多穗来保证，因而保证单位面积内有必要的穗数就成了前期的主要目标。这就需要在叶龄指数达到69时，保证单位面积内具有与必要穗数同样多的具有3片以上绿叶的茎蘖数。中期的栽培目标是提高成粒率。植株变矮，比较抗倒伏。未充分成熟的谷粒多数着生在二级枝梗上，穗短会使二级枝梗相对变少，因而成粒率较高。叶面积相同时，具有矮而多的水稻植株具有较高的碳同化率，叶片厚或者叶片直立，或者叶片腹背两面照光，都有利于接受光能，碳同化率都较高，都能提高成粒率。理想株形不仅可以提高光能利用率，防止倒伏，而且还可以增大水稻植株体内的碳氮比。碳氮比越大，成粒率越高，同时对天灾和病虫害的抵抗力亦越强。因此，培育理想株形就成了中期的首要任务。后期的目标也是提高成粒率。后期是产量形成的关键时期。在高产栽培条件下，水稻产量（糙米产量）的90%决定于后期。后期包括水稻一生中两个对环境最敏感、也最重要的时期，即减数分裂期和灌浆期。减数分裂期如果营养条件和环境条件不好，会使退化颖花数增加，谷粒体积变小，成粒率降低。灌浆期营养条件和环境条件不利，则增加未充分成熟的谷粒数，降低千粒重。抽穗后的碳同化率对成粒率影响最大，为叶面积、光能利用效率（株形）、单位面积叶片的碳同化率和太阳辐射量等所决定。由于叶面积和株形已在中期决定，保持叶片不褪色，延长叶片寿命，在适当的时期抽穗，使产量形成期与辐射量充足的时期相吻合，以便提高单位叶面积的碳同化率就成了后期的中心问题。

为了达到上述各个时期的目标，每个时期就应该有一系列相应的栽培措施。

前期要保证必要的穗数，必须促进水稻植株早生快发，以便早分蘖，栽培中必须注意下列七点：

1. 培育壮秧。“理想稻”高产栽培成功与否，决定于苗期和移栽后的20天。“秧好半年稻”的说法非常适合于“理想稻”高产栽培的情况。壮秧是产生“理想稻”的基础。壮秧的标准是：（1）矮而粗壮；（2）无病斑；（3）整齐一致。壮秧移栽后扎根早，返青快，分蘖健壮。土壤中有充足的氧气供应，苗基部经受低温锻炼是培育壮秧的关键。这有利于增加秧苗的干重、重高比和发根力。苗期土壤pH值保持在5左右，施足磷、氮、钾肥，稀播等是必要的。

2. 早插。早插既可以延长生育期，特别是营养生长期，又会由于早期温度低而促进茎基部产生低位分蘖，增加分蘖数，从而增加穗数，以致于单位面积内的粒数。同时，早插可以早抽穗，抽穗前稻株体内可积累大量淀粉，并在阳光充足的时期通过最重要的成熟期。因此，通过早插，即使单位面积内的粒数较多，成粒率并不低。早插的限度是日平均气温达到12~13℃以上，土壤温度达到14℃以上。

3. 施足充足的氮肥促进植株分蘖。如果分蘖期水稻植株体内缺氮，分蘖就会减少，穗

数就很难保证。然而这时的氮肥施用量必须限制中期不再起作用的范围之内，否则株形就难以控制。因此，每块地的氮肥施用量必须通过试验来确定。全生育期施用的氮肥分在前期和后期施用，中期控氮。前期与后期的氮肥比例为 2:1、1.5:1、1:1、或 1:1.5。前期施用的氮肥又分为基肥和追肥，基肥与追肥一般以 1:1、1.5:1 和 2:1 为好。在多数情况下，基肥表层施比全层施更有利于培育理想株形，因为基肥与土壤混合后，易被土壤吸附，肥效时间长，中期控氮比较困难。移栽后，秧苗扎下根就应该早追肥。在控氮比较困难的地块，配合流动灌溉，施用硝态氮。同时还要施磷肥、钾肥、硅肥和微量元素。

4. 浅插。通过浅插，早期水稻根系主要分布在土壤表层，白天土温较高，并且日夜温差大，会使水稻植株在前期吸肥快，生长迅速，还会使植株松散成扇形，对于增加分蘖有明显的效果。

5. 移栽后防止根系损伤。如果在温暖的晴天插软弱秧，插后又遇到连续多风的晴天，秧苗的根系就会严重受害。一旦发生根系损伤，就会严重地阻碍分蘖发生，必要的穗数难以保证。为了防止根系损伤，要用壮秧，带充足的根系移栽，插后保持较深的水层，防止蒸腾，减少死叶，水温控制在 31℃ 左右，尽量在低温无风或阴雨天插秧，带土移栽。

6. 控制水温。在扎根阶段，当温度低于 38℃ 时，水温越高，扎根效果越好。然而扎根以后，灌水要浅，白天水温较高，夜间水温较低会有利于促进分蘖。前期采用流动灌溉，重复利用灌溉水，这样既可以增加水温，防止肥料和微量元素损失，又可以省水、省成本，并且中期容易控氮。

7. 密植。在“理想稻”高产栽培过程中，由于中期控氮，会造成成穗率较低，因此，保证穗数最安全、最有效的办法之一是在劳力允许的情况下，插秧时增加每平方米内的插秧穴数。因为“理想稻”株形理想，尽管密植，也很难出现倒伏或生长过分繁茂，所以，密度越大，穗数越多，产量也越高。

中期正是水稻植株上数第一、第二、第三片叶形成和基部三个节间伸长的时期。“理想稻”需要上部三片叶短、厚、直立，基部的三个节间短，茎秆较矮。如果上部三片叶被控制得短，它们自然地就会变得厚而直立，基部的三个节间及整个茎秆的长度也会缩短。因此，缩短上部三片叶的长度是培育“理想稻”的诀窍。中期为了控制株形，必须控制氮素吸收，使叶色退淡。这时唯一可能控制氮素吸收的办法是晒田（根据日本水稻二十年高产情况的历史，晒田措施在日本是一项新技术——校审者注）。晒田可以防止根系由于处于还原条件下缺氧、有机酸积累等而受害，增加根系活力。晒田要晒到地表面出现小裂纹，然后灌水，接着再晒，如此反复晒到颖花分化初期。但由于降雨等原因，往往单靠晒田很难控制氮素吸收，所以中期控氮主要依赖于前期的氮肥施用量和施肥方法。只有前期所施的氮肥到中期时不再起作用，并且再配合晒田，才能使株形变得理想，并使稻株体内的淀粉含量增加，碳氮比增大。

为了提高后期碳同化率，首先要追施氮肥，在颖花分化期（抽穗前 18—20 天），即叶龄指数 92 时供给。这时追肥既可以恢复叶色，防止枝梗和颖花退化，又不会影响株形，也不会使水稻植株体内的碳水化合物减少。抽穗前稻株体内积累的碳水化合物越多，成粒率越高，产量也越高。抽穗后由于叶片中的氮向穗部转移，会使叶片含氮量降低。这时追肥会增加叶片含氮量和叶绿素含量，从而增加碳同化量，因此，在齐穗期也要追施氮肥。如果中期叶色褪淡，通过颖花分化期追肥叶色仍然很淡，就要在此后的 10 天再追肥一次。除了氮肥外，还应该追施钾肥。同时，要采取间歇灌溉以保持根系健康。在渗透性差的水田，连续淹水 5 天水稻根系就会受

害。如果根系早衰，即使株形理想，叶片含氮率也高，碳同化率也不会增高。因此，淹水 3 天再排水 5 天（显然以自然落干为好——校审者注）排水时使水位至少能降到地表下 15 厘米后再灌水，以这种间歇灌溉的方式向土壤提供氧气，保持根系活力。另外，根据当地的气象条件来选择品种，并根据品种的生育期和以往的气象资料，估计最适抽穗期，再参考试验结果，精心安排播期和插期，以便使水稻在最适的时候抽穗，增加灌浆成熟阶段的日照时数。

总之，“理想稻”具有许多优点。采用“V”型施肥法并配合相应的一系列栽培措施可以产生理想株形。具有理想株形的水稻可以协调单位面积内粒数和成粒率之间的矛盾，获得较高的产量。因此，“理想稻”高产栽培是行之有效的水稻高产栽培法（水稻理想株形既是品种问题，又与栽培有关，但在栽培得法之下应该说主要是品种问题——校审者注）。

本文摘自《High-Yielding Rice Cultivation》
University of Tokyo Press, 1976

生物学产量和收获指数作为 禾谷类作物育种的标准

作者C.M.Donald and J.Hamblin厉葆初译 杨守仁校

禾谷类作物品种的收获指数(经济产量/生物学产量)趋向于不断提高,而生物学产量增加极少。在荷兰,收获指数从1902年的0.35提高到1954年的0.40,而生物学产量则稍有降低(van Dobben,1962)。

在澳大利亚的维多利亚,新近的燕麦品种产量的提高几乎完全与收获指数相关联,而生物学产量并无显著变化;收获指数从老品种 Algerian的0.33提高到1963年品种的0.41(Sims, 1963)。小麦品种的对比显示出相似的趋势(表1)。Siam认为收获指数提高的因素是秆较矮,成熟较早,避过干旱因而籽粒灌浆较好,分蘖少而分蘖成活率较高;在燕麦中是穗子较大。

表1 三组品种的比较(澳大利亚,墨尔本; Sims,1968)

品 种 组 别	株 高 (厘米)	分 蘖 成 活 %	收 获 指 数
Federation品种(1901年推广)	104	56	0.28
1968年4个主要的维多利亚品种	90	66	0.33
2个墨西哥半矮生品种	75	70	0.36

在国际水稻研究所曾将传统的热带水稻品种与在中国台湾省和该所育成的现代品种作过对比(Chandler, 1969)。6个老品种秆高,叶长,由于倒伏和相互遮荫,对氮素反应不良,其平均收获指数为0.36。新的矮生、直立叶品种,叶短,对氮素反应良好,收获指数为0.53。Chandler认为高秆多叶品种由于相互遮荫厉害,分蘖成活少,而且开花后生长停止,造成收获指数低。

最后,联合王国的比较也可证明大麦品种的株高降低而收获指数提高(表2)。在新近品种中株高降低是这样地明显,以致看来导致收获指数提高的不仅是茎叶部分重量降低而且还通过籽粒产量的直接提高。已经证明,大量同化物质供给茎生长的时期,是与穗的最大生长量时期一致的。较矮而较轻的茎利用碳水化合物较少,减轻了竞争,可能有助于增进穗的生长和粒数(Bingham,1971; Fischer,1975)。

虽然这些例子可证明培育高产品种的进展一直与收获指数值的提高有关联,可是要再次指出,没有一个植物育种家有目的地寻求这种提高。相反,收获指数的任何增加,都是为了籽粒产量、矮秆和早熟而是在育种的过程中非计划内的副产物。

表 2

联合国大麦品种的株高和收获指数

品 种	推广年份	株高	Watson 等(1958)	Kirby (1967)	Cannell (1968)	Hayes (1968)	
						株高(厘米)	收获指数
Spratt	1900年前	很 高				101	0.401
Plumage Archer	1914	高	0.397	0.389		93	0.487
Spratt Archer	1914	高			0.380		
Kenia	1933	中				83	0.550
Proctor	1953	中	0.454	0.432		81	0.585
Herta	1954	中	0.479				
Maris Badger	1963	中			0.400		
Deda Abed	1964	半矮生			0.454		
Zephyr	1966	中				76	0.571

注：由于环境条件对品种平均值的影响很大，应着重指出，只在各个试验内的品种间进行比较才是正确的。

争论之点在这里：如果增加籽粒产量的育种能导致较高的收获指数，那末是否可以推论，即旨在提高收获指数的育种是提高粒产量的有效途径？

我们最初注意到关于收获指数的遗传的资料为数甚少。根据燕麦在穴播小区上的表现所作综合性研究(Rosielle等, 1975a)表明遗传性的变量组成中生物产量(59%)、收获指数(64%)籽粒产量(61%)三者呈相似的数值。Singh等(1971)在三年中种植28个冬小麦选系,发现某些选系始终具有高或低的收获指数(例如三年中为0.46, 0.43和0.46, 或0.28, 0.35和0.32), 不过在选系与年份之间存在着相互作用。Fischer(1975)记录到从上一代到下一代的基因型间的收获指数的相关为0.75。情况似乎是, 禾谷类的收获指数如同籽粒产量, 在相当大的程度上是遗传的。既然收获指数不仅包含籽粒产量构成因素, 而且包含无数的生物产量构成因素, 所以它必定是受多基因控制的。

与这种不十分明确的背景相反的是, 在禾谷类育种中应用生物产量和收获指数已经在提倡或探讨(Fischer, 1975等)。我们这里讨论应用这些性状的三种可能的途径。

1. 应用生物产量高或收获指数高的亲本材料。
2. 按照高密度群体或高肥下生物产量和收获指数的变化来鉴定育种者的品系。
3. 应用生物产量和收获指数作为早期世代选择的标准。

1. 建议扩大育种计划中亲本的选择, 以包括收获指数高的材料, 甚至包括生物产量和籽粒产量均低的基因型。每一种禾谷类作物中都可能未曾发掘的“籽粒生产效率高的”资源, 因其产量低而被忽略。

尤其是看来有机会把高生物产量与高收获指数结合起来。例如McEwan(1973)已提出把两个墨西哥半矮生小麦的高收获指数与新西兰推广品种的高生物产量结合起来。其可比的表现是:

生物产量(克/小区) × 收获指数 = 经济产量(克/小区)

2个墨西哥半矮生小麦品种: $1,142 \times 0.455 = 520$

2个新西兰中等高度小麦品种: $1,294 \times 0.331 = 429$

杂交家系的初步产量试验已证明是有希望的。相似的建议是将紫花豌豆一个基因型的高生物产量与另一个基因型的高收获按数结合起来(Donald, 1962)。

来自尼日利亚的报告(Goldsworthy, 1970)提到两个高粱品种的惊人的对比表现。一个地方品种Farafara在130天左右内开花,高度达到4米左右。一个美国早熟杂交种NK300在100天或不到100天内开花,高仅1.5米左右。1967年,高秆的Farafara生产24,000公斤/公顷的干物质,但仅生产1,954公斤/公顷的籽粒,收获指数是0.08。早熟、矮秆的NK300生物产量仅9,800公斤/公顷,但籽粒产量达4,002公斤/公顷,收获指数为0.41。这种收获指数的极端差异,主要是由于抽穗后的同化物质, Farafara大部分分配给茎秆, NK300主要分配给籽粒。

Goldsworthy指出,只有迟熟品种适合这个地区的气候,并探讨了种植具有高产潜力的迟熟杂交种的前景。一个迟熟、矮秆的杂交种(Samaru杂交种)生物学产量(18,900公斤/公顷)高于NK300,收获指数(0.24),高于Farafara。其籽粒产量超过NK300 12%。进一步的增产似乎是可行的,即使单位重量的籽粒比单位重量的茎秆需要较多的同化物质。

鉴定收获指数高的亲本,不测定生物产量和籽粒产量自然是不可能的。即使一个低的或高的收获指数也可反映许多因素,就像Goldsworthy的研究中那样,在他的研究中,成熟期与当年天气条件的关系,小穗数及成活率,叶子冠层结构,以及籽粒与茎之间的贮藏库关系都影响到收获指数。但是收获指数的应用特别适合于那些具有与其生物产量相比较的籽粒生产高效率的品种,不问其原因已知与否。有一点是清楚的,就是收获指数作为选择亲本中的一个有潜力的标准是值得充分肯定的。

2. Stringfield在1964年提出,培育耐高密度和高肥的品种,将是美国玉米育种者在以后十年内所可能作出的最大贡献。虽然对于这一点已经达到的程度可能有争论,很少有人不同意Stringfield的建议。Jennings和Herrera(1968)也把肥料和密植作为“改良水稻栽培的两个主要标准”。

生物产量和收获指数有助于鉴定在高密度和高肥下的基因型。我们已经引用了Hanway和Russell的研究,他们指出玉米品种对增大的群体密度有不同的反应,而Vogel等的研究则论证了这些特性因对施用氮素的反应而有不同变化。通过这种鉴定对有潜力的育种材料可能有深入得多的了解。一个成功的品种要在高密度或高肥下能提高生物产量,而同时令人满意地维持原来的收获指数或只有最小限度的降低。

3. 植物育种者种植禾谷类基因型有三种简单的生态系,即稀植植株,混合基因型群体植株,及密植的单作植株即作物群体。在农学家和植物育种者的小区中有许多中间型,但都处在这三个顶端位置的“三角形之内”。在这三种生态系的每一种生态系中各种植株都能生长良好,人们可以假想,禾谷类理想型*的特性是要在整套环境中表现籽粒高产。我们自己的观点归纳在表3中。人们可能不尽同意所列全部特性,但我们的主要目的是着重指出在三

* 理想型的定义是指“一种生物模型,可以期望它在一个限定的环境中表现出预定的方式”(Donald 1968)。

种情况下任何一种成功的理想型将会与其他二种有很大的不同。

表内所列孤立植株和混合群体植株的特性，是指导致单株产量高的特性；而群体理想型的特性则指在单位面积上可获得高产籽粒。尽管许多植株特性都会影响产量，但表3所列是特别指在三种场合中在竞争关系方面的差异。

表 3 三种不同的生态系中籽粒产量高的禾谷类理想型的特征

生态系	A. 孤立植株	B. 混合群体植株	C. 密植的单位植株
理 想 型	孤立理想型	竞争理想型	作物理想型
禾谷类群落	稀植的植株或宽行种植	分离中的群体，或在一般种植密度	作物群体
产 量 标 准	每株籽粒重	每株籽粒重	每公顷籽粒重
竞 争 力	无关紧要	必须有强的竞争力	竞争力弱；在同类植株间相互干扰最小
习 性	松散或平卧，可使叶子覆盖面积达到最大	比邻近植株高，尤其在生长初期	直立，以期干扰最小；矮生，以提高机械强度和收获指数
冠 层	叶子铺开面积大，可截获大量的光	叶子铺开面积大，可遮蔽邻近植株，尤其是生长初期	叶子铺开面积最小，仅足以形成一个适当的穗。对同类的邻近植株的叶的干扰最小
叶	叶多而长、阔、薄、水平配置	叶多而长、阔、薄、水平配置	叶少而小、直立、以利光线透入和提高收获指数
根 系	根生长快而持久，可为最大的生长量吸收足够的水和养分	根初期生长快，超过邻株，尤其是进入对养分和水的竞争似为关键性的土层中	足以保证整个根群在生长期末充分利用土壤环境
分 蘖 茎 的 成 活	大量分蘖 成活率高	大量分蘖 一旦占优势，足以利用余下的环境	分蘖少或无 完全成活
穗 子 大 小	穗大	穗大	穗子大小，每穗粒数和籽粒大小中任何单独一个都不是关键性的。单位生物物质和单位面积小花多。密度最适时单位生物物质收获指数高和单位面积的籽粒重。
每 穗 籽 数	每穗粒数多	每穗粒数多	
籽 粒 大 小	籽粒大	籽粒大	

A. “孤立理想型”是松散、大量分蘖、叶茂的植株，能够利用尽可能大的环境。B. “竞争理想型”是秆高、叶茂、大量分蘖的植株，能够遮蔽其邻近植株，并得到较大份额的养分和水。C. “作物理想型”是直立、分蘖少的植株，叶小而直立。这三种理想型相互之间

是如此的不同，以致人们不能设想三种处境中任何一种处境的高产籽粒植株在另一种处境下也是高产的。

这是植物育种者的难处。育种者的目的是产生和鉴定在群体环境中生长良好的基因型，可是由于早期世代的种子不足和土地设备的有限，他们必须在另一种环境中进行其选择，而希望这些选系作为作物群体将是成功的。可是当任何一种植物或品系以与田间作物不同的配置方式即密度种植时，或者与别的基因型混植时，其在试验小区的产量相对于它本身的性能以及其他品系在群体中的处境而言，至少将有某种程度的失真。

当植物育种者调查稀植植株或观察宽行距行中的品系或植株时，他至少是部分地按“孤立环境”来评价，而在这种环境中是松散、大量分蘖、叶茂的植株将表现良好。在密植的分离群体中提供的是“竞争的环境”，出现的将是另一种失真，在那里是秆高、叶长的植株将表现良好。在所有的分离群体中，与C环境对比，由于杂合性和杂种优势、株间环境的变异以及在空间和时间上的不能重复，将进一步恶化 (Shebeski, 1967)。

这些根本不同的植株配置方式，加上缺少从一种方式转移到另一种方式的标准，加重了早期世代的选择问题。为着本讨论的目的，如果我们不考虑粒籽生产的第二位的标准，例如抗病性或“产量实现”的标准（不倒伏、不落粒等等）以及意义不肯定“直观标准”等，那末留下来在作物群体条件下的籽粒生产潜力供早期世代鉴定的标准计有：

- (1) 籽粒产量本身
- (2) 籽粒产量构成因素
- (3) 营养生长性（植株形态）
- (4) 收获指数。

目前广泛应用的只有前两项。后两项营养生长特性和收获指数则是与之密切相关的。

(1) 早就认识到在分离群体中根据籽粒产量在早期世代进行单株选择作为培育高产纯系的方法是无效的，而随机选择似乎倒是有效的 (Bell, 1963等)。

在晚期世代通过测定秆行 (rod rows) 或穴区 (hiu plots) 的籽粒产量可达到的有效程度仍未充分确立。Frey (1965) 在衣阿华用燕麦进行的一个研究中证明穴区和秆行籽粒产量之间有高度的遗传相关 (0.98)，但在同文的文献述评中他又指出穴区与田间小区 (field plots) 或秆行与田间小区之间的关系是不稳定的。可是田间小区的表现是成功的唯一标准。虽然在鉴定高产的基因型方面正在取得进展，可是作为这种进展之基础的试验精确性的程度——与实验的精确性及随机进展的比较而言——还未解决。

(2) 籽粒产量构成因素（每株穗数、每穗粒数、籽粒大小）作为选择标准是有困难的，因为产量构成因素趋向于互补，以致任何构成因素的进展往往伴随着另一个构成因素的负变化 (Adam的述评1967)。结果，通过对任何个别产量构成因素的选择来谋求提高籽粒产量常常是令人失望的。

(3) 根据营养生长特性，尤其是那些与冠层的光合力和植株的竞争力有关的特性，现在已经为籽粒产量拟定出一组标准。角田 (1959, 1962) 证明，对高肥和高密度反应良好的水稻类型是茎秆矮、壮、直立，叶子小、厚、深绿色的类型。可是这一类型的生物产量在低密度或低肥下要比无反应的品种为低。在马尼拉国际水稻研究所已经把日本和中国台湾省水稻的这些特性结合到热带水稻中，产生诸如IR8等的高产品种。Jennings和Aquino (1968) 在那个计划中建议，应该在F₂群体中剔除高秆、披散的类型，留下矮秆、直立、具有高

产潜力而竞争性较小的分离株。

在阿德莱德（澳大利亚）的一个大麦研究（Hamblin等,1974）中也证明了株形作为一个选择标准的价值。这一研究中， F_3 单株（正常种植密度）的籽粒产量与 F_3 小区（仍为种植密度）的籽粒产量没有相关，但 F_3 株高与 F_3 籽粒产量之间（高氮素下-0.55）和 F_3 叶长与 F_3 籽粒产量之间（-0.44）有显著的负相关。正是秆矮叶短的植株所产生的 F_3 群体产量最高。可以在 F_3 鉴定并选择这种植株，而不管在这一代其籽粒产量并不突出。

这就清楚地表明有关株形的标准在谷类作物育种上是有前途的，更不用说诸如抗倒伏性等的直接的物质贡献了。这些贡献也与用收获指数作为选择标准密切有关。

（4）我们再次着重说明，现有品种中收获指数与籽粒产量之间的正相关并非证明收获指数作为一个选择标准价值，但确有一些证据说明在某种情况下收获指数可能有实际的预测价值。

Syme（1972）在昆士兰的图武姆巴的温室中用盆钵种植16个品种的小麦单株，并测定每一植株的多种性状。他应用逐步回归分析，说明了这些性状与相同品种在第五届国际春小麦产量圃（ISWYN）全世界63个地点种植的平均产量的关系。这一分析表明，单个植株性状中，收获指数占ISWYN小区平均产量变量的71.7%。当包括“从播种到第7叶出现的日数”时，占产量变量的75.5%，当也包括“籽粒大小”时，这一数字提高到78.5%。其他所有性状，包括单株籽粒产量，对回归均无显著贡献。ISWYN的籽粒产量与单株性状的直接相关，籽粒产量为0.10收获指数为0.85**，茎秆产量为-0.80**。可是，必须指出，ISWYN平均产量与个别地点产量之间的关系是多变的，有时是微小的。

于是出现了这样的情况：稀植植株（盆栽单株）的收获指数对田间作物产量具有明显的预测价值，而它们的籽粒产量则没有任何预测价值。

Fischer（1975）从墨西哥报导了根据田间稀植植株（间隔60厘米）的表现预测大的小区籽粒产量的研究。稀植植株的平均收获指数为0.45，小区收获指数为0.42（ $r=0.75$ ）。Fischer的结果（表4）表明，在预测作物性能上，稀植植株的收获指数优于其籽粒产量，相关分别为0.54和0.31。当Fischer以稀植植株主茎的收获指数与小区产量作对比时，相关提高到0.65。

表4 在稀植下测定的40个小麦基因型的大区籽粒产量与各种性状的表型相关（Fischer,1975）

稀植植株上测定的性状	相关系数
每株籽粒重	0.31
每株穗数	-0.11
每穗小穗数	-0.07
每小穗粒数	0.28
粒重	0.32*
每株粒数	0.04
每株收获指数	0.54**
单茎收获指数①	0.65**

① 稀植植株中央主茎上测定。

在Syme和Fischer的实验中,盆栽的单株或田间的稀植植株均处在相似于表3的孤立环境(A)中,在这种环境中大量分蘖的基因型相对于别的基因型来说,能够比在作物群体状态下达到很高的生物产量和籽粒产量。结果是稀植植株的籽粒产量与栽培群体的籽粒产量的关系失真,相关系数低。另一方面,更多地依赖单茎表现的收获指数趋向于保持包括一个基因型的所有茎数而不管它有许多茎(如在稀植植株)或只有少数茎(如在栽培群体中)。所以稀植植株的收获指数比之单株籽粒产量其基因型密度的相互作用往往较小,而与小区籽粒产量的关系较密切。

现在让我们转而考虑收获指数在“竞争环境”(B)——即分离群体中、处于接近正常的栽培密度下,作为选择标准的可能的价值。Jennings等(1968)指出,在分离的水稻群体中,高秆、多叶的品种超过矮秆型植株在单作时的高产潜力。尽管收获指数并不有效,但似乎实质上具有较高生殖速率的高秆型在这种场合也有较高的收获指数。如果确是这样,则收获指数如同籽粒产量,在这种竞争条件下没有作为选择指数的价值。

在阿德莱德用大麦进行的一个研究中,来自一个单交的 F_3 植株种植 8×8 厘米空间的一个“竞争环境中”(Hamblin等,1974)。成功的植株是高秆长叶的,其生物产量和籽粒产量最高,收获指数稍高。相反,在衍生后代的 F_3 小区,成为一个“单作群体的环境”,籽粒产量最高、收获指数最高的是完全不同类型的植株,即较为矮生、短叶的类型。在那种环境中,无论 F_3 的籽粒产量或 F_3 的收获指数都没有可供预测 F_3 籽粒产量的价值。(可是如前所述,通过 F_3 株高和叶长与 F_3 小区产量的反相关进行有效的预测是可能的)。

由于这种不同类型的植株在“竞争环境”和“单作群体环境”中是成功的,在第一种环境中为第二种环境进行有效选择的最好指导可能是遵循Wiebe等(1963)的警告:“当产量是选择标准时,在高代的杂交群体中应该保全的是最细弱的植株而不是良好的植株!”我们相信,在此种特定的环境中(B环境到C环境)当收获指数是选择标准时,这同样可能证明是正确的。

虽然需要有更多的证据,但似可总起来说,收获指数可以作为在稀植植株间(环境A)——那里的每一单茎的表现是往单作状态(环境C)的方向发展——进行早期世代选择的一项有价值的标准。另一方面,从种植密度(环境B)的分离群体向单作状态(C)来预测作物籽粒产量则未必是有价值的。这里营养生长特性可能证明是有用的。

Rosielle和Frey(1975a)在美国Ames应用混合群体衍生而来的燕麦品系,进行以收获指数、籽粒产量和生物产量作为穴区选择标准的广泛研究。他们在衣阿华于6种环境中(3个地点 $\times$ 2个生长季)种植1200个 F_3 衍生品系的有重复的穴区。

Rosielle和Frey计算,通过收获指数对籽粒产量的间接选择的效果只有直接选择(即用籽粒产量作为选择标准)的43%,可是他们也得出结论,尽管效果低,通过收获指数的选择对产量、降低株高和早熟性都能起良好的作用,“根据收获指数选择的品系在农艺性状上可能优于根据籽粒产量选择的品系。”

他们于是继续分析,并把内容只限于抽穗期和株高,因为迟熟和高秆在衣阿华的燕麦生产中是不利性状(Rosielle等,1975b)。当这两个性状维持不变时,籽粒产量选择的效果只有非限制性选择所达到效果的57%。可是,如果加上收获指数作为第二位的选择性状,效果就提高到70%。当对抽穗期和株高的变动没有严格的限制时,通过收获指数的间接选择在取得高产方面几乎与籽粒产量本身的选择一样有效。Rosielle等写道:“这暗示,如抽穗期和株高不变,燕麦籽粒产量的提高可能大多由于较高的收获指数。在一个抽穗期和株高的遗传

性变异有限的群体中（例如在一个严格挑选过这些性状的群体中），收获指数对于产量的间接选择可能是有用的。

这是一个十分重要的研究，但我们要表示某些保留。Rossielle和Frey评价了籽粒产量的可预测性，和生长季及肥力不同的6种自然环境之间在穴区基因型中间的选择效果。可是，植物育种者面临的主要问题是：从一种植株配置预测另一种植株配置，如从孤立植株预测田间小区，或是从穴区预测田间小区。对基因型在穴区中的鉴定成功，即它在别的自然环境的穴区中也会高产，不一定能保证在单作状态下的选择也会成功。

我们也推测Rossielle和Frey的研究可能是在“竞争环境”（B）中进行的。我们这样说，首先是因为穴区相距（穴区中心相距30.5厘米）近到足以在穴区间形成相互竞争；其次是因为株高与籽粒产量之间（ $r=0.50$ ）和生物产量与籽粒产量之间（ $r=0.88$ ）存在正相关。如高秆、叶茂的品种在穴区中具有竞争上的好处，就不能推断无论通过籽粒产量还是通过收获指数的选择都能为田间单作状态条件鉴定出高产的基因型，即使这些高秆类型在别的具有相似竞争关系的自然环境穴区中再次成功也是如此。以上为第4节，以下为第5节结论性评论。

在过去的一个世纪中，单按籽粒产量来鉴定禾谷类的基因型对增产起了很大作用，但这种完全是实用主义的程序有两个限制。首先，这个标准未必有助于育种者得到突破性的组合而能产生远远超过我们目前想象的籽粒产量的植物性状。其次，这个标准对早期世代的选择来说是不明确、有时会产生混乱的标准，以致优越的基因型未被鉴定出来。结果是通过籽粒产量的选择的进展，其所依赖的性状的组合大多由于机遇，这种组合可能比现有的品种好，但这种进展所能达到的任何理想的组合也只是通过一条充满歧途的曲折路径实现的。

虽然生物产量和收获指数对于更好地分析禾谷类田间生长来说或许是迟钝的手段，但在农学研究和植物育种上予以广泛应用，对作物群体性能的了解和改进会有明显的好处。生物产量的测定在生长分析上当然应该是最简单也是最重要的步骤。它是基因型利用环境的综合表现。它揭示着一株植株或一个作物群体在一定时间序列内给以定量的水分、矿物质和大气资源时所固定碳素的能力。谷物种植者必须在它所提供的生物学框架内生产他的谷物。

我们已经讨论了若干研究工作，它们都是探讨农学处理对产量和收获指数的影响的。一般地说，籽粒产量是综合的反应。但生物产量和收获指数往往各自代表与处理的简单关系，从而可搞清全面情况。例如，这一点很清楚，正如尼启波罗维奇所强调的，迫切需要培育在高水平氮素供应下能够保持其收获指数的品种。

另一些研究研讨了生物产量、籽粒产量和收获指数与植株密度的相互作用。禾谷类（或许是除玉米以外的全部禾谷类）农艺的和育种的现行措施仅按通行的推广密度进行试验。这显然是无效的，因为事先假定高产品种在那种特定密度下的产量将超过任何别的株型和密度的组合。固定的植株密度是新品种培育中不应该有也不需要有的限制。

当一个禾谷类育种者或农学家生产100单位籽粒的两个品种或两个处理归在同一类，而不知道或不关心一个是从200单位生物量中、另一个是从300单位生物量中产生这些籽粒时，我们不应感到有什么震惊。无疑地，那是一种粗糙的程序，在作物研究实践上是不可取的。可是，那是平常的甚至是正常的事。在这种情况下，观察者不知道基因型的落选是按其生物产量还是按其籽粒生产效率——收获指数。与此相似的是，只是因为这些性状没有记录下来，组合这些性状的机会丧失了。