

农作物收获指数及改良途径的研究进展

关周博¹ 董育红¹ 姚雪雁¹ 张亚周² 张忠鑫¹ 田建华¹

(¹陕西省杂交油菜研究中心/国家油料作物改良中心陕西油菜分中心,杨凌 712100; ²陕西鸿源种业有限公司,西安 710000)

摘要:农作物的育种目标是获得更高经济产量的新品种,收获指数是经济产量和总生物量的比值,在品种选育中能够反映一个品种群体同化产物转化为目标经济产量的能力,也是当前评价选育高产品种的重要指标。为更好地指导育种工作,选育更加适宜当前需求的高产品种,对收获指数在作物育种中的重要性以及对高效品种选育的指导性进行了梳理,综述了农作物高收获指数的生理机制和提高收获指数的生理基础,以及如何通过多种育种技术途径改良提高收获指数,以期为选育优良高产的品种提供理论和方法借鉴。

关键词:作物;收获指数;品种改良

随着城镇化的快速发展及地区人口流动的变化,我国呈现出以城市为主的局部地区人口数量不断增加、建设用地不断增加、耕地面积不断减少、相对偏远的农村地区劳动力大量流向城市、土地撂荒面积逐年增加的不平衡状态。近年来,粮食生产供给压力逐年增大,要解决当前人口分布与土地关系不平衡、人口增长对粮食需求的矛盾,最有效的解决途径就是提高单位土地面积的产量^[1]。

农作物的产量是指在单位土地面积上所收获的具有经济利用价值的产品重量;产量形成依赖于作物的总生物学产量,在总生物学产量的基础上进行产量构成的组建。在基因遗传特性和栽培管理条件二者的协调下,通过自身一系列复杂的生理生化反应过程,最终将光合产物通过积累和生理机能调节形成所需的产量^[2-3];按照作物生理学的观点,生物学产量是农作物在整个生育期中将同化产物积累的表现。

以获取籽粒为主的农作物,籽粒的“库”容量是同化产物即经济产量转移储存的基础,库容量大,可转化积累更多的同化产物。在作物育种中,经常利用收获指数来衡量和调节营养器官和生殖器官之间的比例,以达到最大量收获籽粒的目标,因此收获指数就成为经济产量与同化产物总量“源”之比。同时同化产物“源”向籽粒转化分配的效率也对最大量获得籽粒产生着重大影响,其代表了“流”的通畅

性。那么对作物所形成的光合产物,影响其分配的主要因素就是作物的源、流、库之间的关系,源充足、流畅通、库容量大是高收获指数形成的三大要素,三者既相互独立,又相互联系,在一定条件下协调、平衡,最终决定作物经济产量^[2,4]。而不同作物三要素的构成分配也存在较大差异,如油菜具有充足的源和库,但受限因子在“流”,其主要原因是油菜为无限花序,在成熟后期持续的高温茎秆木质化影响了上部角果籽粒灌浆,造成油菜收获指数低^[5-7];如小麦具有较大的库容,但是到发育后期光合器官以旗叶为主,源不够^[8-9]。

因此,综合阐明农作物生物产量、收获指数与籽粒产量之间的关系和研究进展,分析收获指数作为农作物品种改良潜力,为提高育种效率和选育重大优良品种提供理论借鉴。

1 收获指数在品种选育中的重要性

对收获籽粒的农作物,协调改善源、库、流的结构关系,在稳定生物量的基础上提高收获指数,是选育绿色高效农作物优良品种的前提。收获指数最早是由前苏联学者尼启波罗维奇和澳大利亚学者 Donald 在 1962 年提出^[3,10-12],主要是用来测试和评价经济产量与总生物学产量二者之间的协调关系,作为提高农作物经济产量、改良品种生产特性的一个重要指标,其生理意义是揭示作物同化产物在籽粒和营养器官上的分配比例。通过多年的研究表明,禾本科作物小麦、水稻等的产量大幅提升主要得益于收获指数的提高^[13-15]。

在高产高抗小麦品种选育过程中,通过对矮秆基因的发现及利用各种遗传手段将矮秆基因应用于株型改良中,大幅度降低了小麦的株高;但在小麦株高降低的同时,保持提升小麦的穗长、改良增加穗粒数和籽粒重量,使小麦的收获指数得到较大程度的提升^[16];在当前,我国小麦收获指数已由改良前的0.3提高到0.45左右^[17-18]。水稻产量的大幅提升也是这样,野生水稻资源的收获指数仅约0.25,高秆水稻的收获指数为0.30~0.35,通过矮秆化育种,水稻的收获指数可提升至0.4以上^[14];在矮秆化育种的基础上结合理想株型的改良,协调水稻库、源、流的关系,使光合同化产物更高效地转运储存于籽粒库中,目前生产上种植的水稻品种收获指数达0.45~0.55,产量约为6.75t/hm²,有效提升的收获指数为高产奠定了基础。

2 提高农作物收获指数的生理机制

农作物产量可划分为生物产量和经济产量,生物产量是农作物在全生育期内所积累的干物质总量,经济产量是单位面积上获得的有经济价值的产品重量。收获指数是作物收获时经济产量(籽粒)与总生物产量之比,体现了生物产量转化为经济产量的效率,收获指数越高,表明生物产量转化为经济产量的效率越高^[19],光合作用固定的碳分配到贮存器官中的比例越高。收获指数在生理上涉及到源库二者的分配比例问题,而源与库之间同化物流的通畅性与大小影响着收获指数的高低。源器官通过光合作用同化积累的碳水化合物,除了暂时贮存并用于构建自身“源”器官外,其余均以蔗糖的形式经过韧皮部转运至“库”组织,在“库”组织内通过理化性质转变成脂肪、淀粉、蛋白质等贮存物。

3 提高农作物收获指数的生理基础

一般较高产量的品种多数是建立在有较大的生物学产量的基础上,若一个育种材料相对收获指数较高,但其生物量却较低,这样很难实现高产品种的选育。高生物学产量不仅是实现高籽粒产量的数量保证,而且也是实现高收获指数的生理基础。在品种改良中保持相对较大的生物量,再提高收获指数是有效的,特别是在高效型品种选育中,协调生物量和籽粒产量的关系是保证高效型品种有效选育的关键。

但并不是生物量越大,对籽粒产量的贡献越

大。在传统油菜育种过程中,较多的是偏重于高大型油菜品种选育,主要通过提高生物学产量获得较高的经济学产量,收获指数多在0.28左右,对温光水肥的高效利用显然不够充分^[7]。在生物学产量保持一定的状态下有效提高收获指数,更符合资源节约型的发展方向^[7,20]。

4 提高农作物收获指数的途径

农作物单位面积产量的提高技术因素主要是通过优良品种的选育提高作物产量潜能和配套品种的田间保优栽培技术2个途径,两种技术配套使用从而达到增产的目的,也就是农作物的表现型是基因和环境互作的结果。因此,以最大限度适宜环境生长为主的作物遗传改良都是有效提高收获指数的途径。

4.1 改良适宜的叶面积指数 叶片是重要的光合器官,叶面积是影响产量的主要生理指标,叶面积大小可用叶面积指数来衡量^[20-22]。在生产中,由于品种因素及肥水供应等栽培管理跟不上,不能完全保证足够的叶面积指数,使得自然投射的光能没有被植物叶片完全吸收,通过提高作物栽培技术和有效的品种改良途径来提高作物叶面积指数,可改善作物截获光能的能力,进而提高作物产量。但研究发现,通过对叶面积指数与光辐射截获量和作物生长率之间的关系观察,当群体叶面积指数增加到截获辐射量的95%时,增加叶面积指数不能再增加作物生长率,因此,选育适宜的叶面积指数是有效提高光能利用的最佳育种途径。

4.2 优化群体植株形态结构 收获指数的显著提高使农作物的单产和抗性得到较大幅度的改良,主要是通过减少营养器官的方式缩小呼吸消耗,使更多的营养通过源流入库中,使库所积累的物质更多,从而提高了经济指数,这些改变都得力于作物株型结构的合理优化。Donald^[23]最早对作物理想株型进行了概括性定义,即有利于作物最大限度地进行光合作用和生长发育,促使籽粒产量得到提高的各性状所组成的理想化株型,能最大限度地提高田间植株群体光能利用效率,增加生物学产量,提高经济系数,使每个植株能够充分利用自己有限的环境,而且不侵占邻株的环境。

在油菜育种中,通过定向选育油菜收获指数可有效提高到0.36以上,使油菜库源比例更为协调合

理^[7];张洁夫等^[24]依据油菜株型结构将其划分为4种类型,认为油菜高产育种应以收获指数较高的优势型和经济型作为优先选择类型。徐正进等^[25]在水稻的产量潜力与株型演变分析中认为直立穗型是实现北方粳稻超高产的有效途径之一,在直立穗型遗传资源的基础上通过生物技术的方法和两系法可进一步挖掘杂种优势利用的潜力,实现我国水稻单产的第3次突破。不同株型玉米在不同种植密度栽培下,紧凑型品种达到最大产量潜力所需的密度较大,平展型品种较小,在密度增大的条件下,均表现为双穗率降低、空秆率提高,在同等适宜密度下,紧凑型品种的双穗率高、空秆率低^[26-28]。在小麦选育中,适当降低株高不但能起到耐肥、抗倒作用,更重要的是可以提高收获指数,这是现代六倍体小麦高产的主要原因^[29-30]。小麦株高已从130cm降低到70cm左右,收获指数已由34%提高到50%,这个数值可能还会继续提高到62%^[31],但株高不能过低,否则会由于叶层过于密集、互相遮荫而降低净同化率、缩小光合面积,不利于物质积累,最终影响籽粒产量^[30,32]。

4.3 作物杂种优势的深入利用 随着作物杂种优势利用技术的发展,即矮化育种后,产量的突破核心就在于杂种优势的利用,主要原因是扩大了总生物量和籽粒产量。小麦、水稻等农作物矮化育种后,显著地提高了收获指数。

在利用收获指数进行品种改良的过程中,应有效结合生物量的研究才更有意义,因为收获指数是一对比值,在同一收获指数情况下,籽粒产量是随着生物学产量的增减而增减;高品种的选择应将收获指数和生物量同时作为选择指标才是可靠的。目前较多的研究认为,高产超高产育种首先在不影响收获指数的前提下,提高生物量是最有效的增产途径,而收获指数在原有生物量的基础上再提高已明显受到限制,主要是缺乏有效利用的种质资源;也有研究认为,生物量与收获指数在产量上有互相补偿性,这种补偿性的存在就是优良品种具有的自体调节能力。在水稻超高产产量构成特征研究中发现,生物产量与稻谷产量呈极显著正相关,对稻谷产量的贡献率达78%~98%;而收获指数则保持在0.50~0.54,与稻谷产量无显著相关,对稻谷产量的贡献率仅1%~22%;超高产水稻表现出产量越高,

库容量越大,在大库容量水平上保障了“源”与“库”的平衡,库容量大和生物产量高是超高产水稻的两大决定因素^[33-34]。

4.4 在高产的基础上培育矮秆品种 由于收获指数与株高呈显著负相关,所以降低株高是目前提高农作物收获指数的一条主要途径,但在品种选育中经常会遇到降低株高的同时产量也降低,收获指数变化不显著,出现了“木桶效应”。如油菜育种,传统油菜品种在长江流域株高可达到200cm,角果层的主花序分枝长为60~80cm,高大的植株易倒伏、产生病害,影响收获,进而降低产量;但在油菜品种改良实践中发现,降低了株高往往也缩短了油菜收获的角果层,相对产量没有得到提升。因此在育种实践中,在保障产量三因素不变或提高的基础上创制优异矮秆种质资源,降低分枝位,缩短角果节间位置,可有效扩展库容,减少源器官的消耗,提高收获指数。

5 收获指数与品种改良的展望

收获指数是作物经济产量与生物量之间协调性的综合表现,反映了农作物生理、形态的结构特性、同化产物的积累与运输分配的效率,以及在群体环境下个体生产的适应能力等。尽管在遗传基础上,收获指数与生物产量无相关性,只是作为品种改良评价指标的体现因素,但可作为源器官同化产物转化到库容器官的能力体现,指导育种家选育更加适宜作物种植区域的优良品种,合理开展良种良法配套栽培技术研究。

农作物生长的过程也是与生长环境适应协调的过程,农作物群体理想株型结构的变化及有效选育是提高收获指数和资源利用率最有效的途径之一,选育适宜的株型结构,提高群体光能截获利用率,最大限度积累同化产物;以提高“理想株型形态高光效+生理高光效”作为育种改良的新方法,提升农作物群体生产能力;将高光效育种方法与高收获指数结合,为选育优良农作物品种打下基础。

总之,通过对作物收获指数的生理机制、改良途径的阐述及在育种改良应用中的探讨,以期更好地指导育种工作,提高农作物产量水平。

参考文献

[1] 余强毅,吴文斌. 中国收获面积差及其产量潜力情景分析. 中国农

- 业资源与区划,2017,38(6): 21-26
- [2] 刘兆晔,于经川,杨久凯,江汝胜,王晓君. 小麦生物产量、收获指数与产量关系的研究. 中国农学通报,2006,22(2): 182-184
- [3] 李加纳,卢坤,荐红举,梁颖,陆军花,彭柳,申鸽子,张烨,张超,杨博,张莉. 油菜收获指数研究进展. 中国油料作物学报,2018,40(5): 640-648
- [4] 宋荷仙,李跃建,冯君成,刘宗典,杨永澄. 小麦收获指数和源、库性状的遗传研究. 中国农业科学,1993,26(3): 21-26
- [5] 喻时周,秦信蓉,向阳,杜才富,程尚明,梁龙兵. 不同甘蓝型油菜恢复系收获指数及其品质差异分析. 种子,2019,38(8): 77-79
- [6] 卢坤,申鸽子,梁颖,符明联,贺斌,铁琳梅,张烨,彭柳,李加纳. 适合不同产量的环境下油菜高收获指数的产量构成因素分析. 作物学报,2017,43(1): 82-96
- [7] 李莓,曲亮,邓力超,郭一鸣. 高产高收获指数油菜品种的筛选与应用. 湖南农业科学,2018(2): 15-17,20
- [8] 薛香,吴玉娥,郭文婵. 小麦收获指数与主要农艺性状的相关性研究. 河南科技学院学报,2010,38(3): 1-3
- [9] 李亚敏,柴建明,孙振委,安浩军. 小麦收获指数与产量关系研究. 安徽农业科学,2008,36(2): 477-479
- [10] 尼奇波罗维奇. 作物产量变异的生理基础: 译文集. 北京: 科学出版社,1960
- [11] Donald C M. In search of yield. Journal of the Australian Institute of Agricultural Science, 1962,28: 171-178
- [12] 潘晓华,邓强辉. 作物收获指数的研究进展. 江西农业大学学报,2007,29(1): 1-5
- [13] 谢成俊,王平,李卫民,代立兰. 小麦收获指数与主要农艺性状的相关性分析. 中国农学通报,2015,31(3): 88-93
- [14] 伏军. 水稻收获指数的形成与遗传改良. 作物研究,1997(2): 1-3
- [15] 钟蕾. 不同收获指数型水稻品种产量构成整齐性及生育后期光合特性的差异性分析. 江西农业大学学报,2012,34(4): 627-634
- [16] 方先文,曹阳,熊恩惠,蔡士宾,朱伟. 影响小麦生物学产量和收获指数的性状分析. 江苏农业科学,1994(4): 14-16
- [17] 许为钢,胡琳. 小麦收获指数的改良. 国外农学-麦类作物,1994(6): 51-53
- [18] 杨兆生,许红霞,梁文科. 小麦超高产紧凑型新品种的选育. 国外农学-麦类作物,1996(2): 17-18
- [19] 袁葵洲,官春云. 作物收获指数的研究概况. 作物研究,1994,8(4): 45-48
- [20] 张晓元,江满霞,李泽良,杨林初. 种植密度对油菜重要农艺性状与收获指数的影响. 安徽农业科学,2017,45(4): 19-20
- [21] 王丹,李升东,冯波,李华伟,王宗帅,王法宏. 不同耕作方式对小麦光合性能和产量形成的影响. 山东农业科学,2019,51(10): 35-39
- [22] 田艺心,高凤菊,曹鹏鹏,王乐政,华方静. 高蛋白大豆不同密度处理的叶面积指数、干物质积累分配及其与产量的关系. 山东农业科学,2018,50(8): 58-62
- [23] Donald C M. The breeding of crop ideotypes. Euphytica, 1968,17(3): 385-403
- [24] 张洁夫,傅寿仲. 油菜株型结构及其理想型研究: II 若干高产品种的株型及冠层结构. 中国油料作物学报,1998,20(3): 36-41
- [25] 徐正进,陈温福,张文忠,刘丽霞,周淑清,张龙步,杨守仁. 水稻的产量潜力与株型演变. 沈阳农业大学学报,2000,31(6): 534-536
- [26] 常程,张书萍,刘晶,赵海岩,王建迎. 密度对不同株型玉米产量和农艺性状的影响. 辽宁农业科学,2008(2): 27-29
- [27] 郭江,郭新宇,郭程瑾,张凤路,赵春江,肖凯. 密度对不同株型玉米群体结构的调控效应. 华北农学报,2008,23(1): 149-153
- [28] 贾波,谢庆春,倪向群. 玉米理想株型研究进展. 江西农业学报,2012,24(4): 31-33
- [29] 李朴芳,程正国,赵鸿,张小丰,李冀南,王绍明,熊友才. 旱地小麦理想株型研究进展. 生态学报,2011,31(9): 2631-2640
- [30] Evans L T, Dunstone R L. Some physiological aspects of evolution in wheat. Australian Journal of Biological Sciences, 1970,23: 725-741
- [31] Austin R B, Bingham J, Blackwell R D, Evans L T, Ford M A, Morgan C L, Taylor M. Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. Agricultural Sciences, 1980,94: 675-689
- [32] 杨文雄. 旱地春小麦株型指标与产量形成关系研究. 干旱地区农业研究,2006,24(1): 43-46
- [33] 刘永巍,田红刚,李春光,孟昭河,程芳艳,孙翊轩,刘忠良. 水稻超高产育种的研究. 植物学研究,2014,3(4): 172-177
- [34] 李刚华. 特高产水稻产量形成机理及定量栽培技术研究. 南京: 南京农业大学,2010

(修回日期: 2020-08-04)

简讯

山东省系统调查与抢救性收集工作进展

2020年9月14日至18日,第三次全国农作物种质资源普查与收集行动山东省系统调查队一队和二队把握秋季作物成熟的有利时机再次赴章丘区和胶州市野外开展实地调查。

一队选定章丘区官庄、曹范和垛庄3个生态类型多、资源较丰富的乡镇进行深入调查,共收集资源78份。二队前往胶州市里岔、胶西、洋河、铺集4个镇,共收集资源81份。

经过一周的紧张劳动,收集到农家种和野生资源159份。通过两队四县区野外实地调查,已收集作物种质资源264份(平阴73份、章丘78份、平度32份、胶州81份)。在土地大规模流转之前将本地的农家种和野生近缘种抢救性收集入库,为山东作物的持续性改良储备了珍贵资源。(山东省农业科学院 宫永超)