

从收获指数探讨源库关系调控与小麦增产

张胜全¹, 任立平¹, 王 拯¹, 叶志杰¹, 高新欢¹, 董艳华², 陈兆波^{1*}

(1. 北京市农林科学院杂交小麦研究所, 北京 100097; 2. 中种杂交小麦种业(北京)有限公司, 北京 100097)

摘要: 收获指数作为表征源库关系的重要参数, 与作物产量关系研究已开展多年, 并在小麦上进行了深入探讨。本文在总结前人研究的基础上, 提出利用生态资源调节源库关系, 实现小麦产量水平进一步提升的几种途径, 同时对收获指数的未来提高潜力进行了展望。

关键词: 收获指数; 源库; 小麦; 产量

中图分类号: S512.1

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2022)03-0021-05

Discussion on Regulation of Source-Sink Relationship and Wheat Yield Increase from Harvest Index

ZHANG Shengquan¹, REN Liping¹, WANG Zheng¹, YE Zhijie¹, GAO Xinhuan¹, DONG Yanhua², CHEN Zhaobo^{1*}

(1. Institute of Hybrid Wheat, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097; 2. CNSGC Hybrid Wheat Seed (Beijing) Co., Ltd., Beijing 100097, China)

Abstract: As an important parameter to characterize the source-sink relationship, the harvest index has been studied for many years with crop yields, and also has been discussed in depth on wheat. Based on the previous studies, this paper proposes several ways to use ecological resources to adjust the source-sink relationship to achieve further improvement in wheat yield. At the same time, the future improvement potential of the harvest index is expected.

Key words: Harvest index; Source-sink; Wheat; Yield

收获指数又称迁移系数、经济系数^[1], 定义为作物收获时籽粒产量与地上部生物量之比。1914年, 英国大麦育种学家 Beaven 首次考察了谷物产量与生物产量的比值, 并将其定义为“迁移系数”(migration coefficient); 1954年, 苏联生理学家 Nichiporovich 提出“经济系数”(economic coefficient), 即经济产量=生物产量×经济系数; 1962年, 澳大利亚育种学家 Donald 总结前人研究, 提出“收获指数”(harvest index)的概念。至此收获指数引起人们的广泛关注。尤其收获指数与作物的物质生产、分配以及器官的发育建成有关, 是表征源库关系的重要指标, 更与产量关系密切, 且测定计算简便, 所以在作物生产潜力、产量生

理和品种改良等研究方面被视为一个重要的生物学参数^[2-3]。

收获指数与源库关系有着密切的联系^[4-5]。按照作物生理学的观点, 生物产量是作物一生中积累同化产物的总量, 表示源的生理潜力; 籽粒库容则表示了籽粒贮存同化产物即经济产量的多少。收获指数是经济产量与同化产物总量之比, 表示同化产物向籽粒分配的效率, 是对作物源库总体性能的描述^[6], 协调的源库关系利于将源生产和贮存的物质更多地转运至库, 进而实现收获指数的提高和产量提升。因此, 源库既相互依赖, 又相互制约, 同时受品种改良及生态环境差异影响显著^[4,6], 以收获指数为核心的源库关系调控研究可以作为探讨粮食持续增产的重要途径^[7-10]。

1 品种改良与源库关系

近一个世纪以来, 伴随着作物品种改良的不断加快, 收获指数不断提高^[11-12], 源库关系趋于协调^[13-14]。

1.1 品种更替过程中收获指数变化

大量研究表明, 小麦收获指数已从古老品种

收稿日期: 2019-12-23

基金项目: 北京市农林科学院科技创新能力建设专项(KJ CX20210439); 北京市科技计划项目(Z191100004019014)

作者简介: 张胜全(1982-), 男, 副研究员, 博士, 研究方向为小麦杂种优势利用与节水高效栽培。

通讯作者: 陈兆波, 男, 博士, 副研究员, E-mail: chzhaobo@126.com

的30%~35%提高到现代品种的40%~50%^[2-3],小麦品种更替与收获指数研究表明,收获指数增加与小麦产量提高呈显著相关关系^[3,9,15],产量提高的80%与收获指数增加有关^[16-18]。Austin对英国1900年以来育成的12个冬小麦品种进行分析发现,随年代推进,推广品种的收获指数呈上升趋势,产量也得到了大幅度提高,正是收获指数的提高促进了籽粒产量的提高^[2]。我国学者针对不同区域条件下小麦栽培品种替换过程中收获指数演变进行了大量研究^[13-14],研究结果与国外学者结果基本一致^[19-22]。

1.2 品种更替过程中源库关系变化

品种更替过程中,伴随着收获指数的提高,小麦的源库结构也在发生变化。从形态结构分析^[23-24],随品种应用年代推进,小麦新品种比老品种分蘖减少,成穗率提高;株高降低,穗下节长下降;旗叶长宽比下降,旗叶夹角呈明显下降趋势,旗叶直立趋势明显,株型进一步趋于紧凑,耐密特性愈加明显;开花期根冠比明显下降(从0.64到0.53),根系发达,活力增强。从光合生产分析^[25-26],品种更替过程中,叶片叶绿素含量呈递增趋势,生理功能得到改善,生理效率大大提高。单位土地面积上光合速率(即群体光合)呈上升趋势,光能利用率(RUE)提高,光合持续期延长,而比叶面积(SLA)呈下降趋势,叶面积指数(LAI)的最高值、单位叶面积光合速率则变化较小,由此可见,品种更替对光合生理的影响主要表现在群体效应上,即通过耐密株型改良,小麦生产的群体效应进一步扩大,这也使得群体效应对单产水平提高贡献明显。

研究表明,在收获指数提高的同时,小麦的株高、叶茎蘖重均呈下降趋势,而穗/茎生长率比率、穗/茎干物质比率均表现递增趋势^[24];品种更替使得物质生产节律逐渐由高秆老品种的前期生长优势转向矮秆新品种的后期生长优势;开花提前,后期上部叶片光合能力提高,茎鞘干物质输出率增加,贡献率增大^[27]。源库关系也由此发生变化,源器官建成在作物整个生育期间加快,营养生长为生殖生长提供了更多的物质储备,同时营养生长期缩短为生殖生长时期的相对延长提供了时间上的保证,因此源库关系在品种更替过程中得到了充分改善。

徐风^[4]对我国各麦区近三十多年的小麦品种演化研究发现,主要由于矮化和产量选择使库源比值增大,提高了收获指数,从而提高了品种的

生产力。由此可见,品种的不断选择也是源库关系不断趋于协调的过程,品种选择塑造了良好株型,提高了适宜叶面积系数,源得到有效扩充;库的扩充表现在库容上的增加,粒数、粒重的增加可以贮存更多的物质,收获指数的优化提升成为源库关系改善协调的最佳表征,品种更替的过程即是作物源库优化的过程。

2 生态环境与源库关系

生态环境差异主要影响作物源和库的建成及性能发挥,表现为源限制和库限制^[4,28]。在一些多光、温凉、灌浆期长的地区,小麦高产品种的特点是相对结实率较低,籽粒较大;在一些少光或高温、灌浆期短的地区,相对结实率较高,籽粒较小,论证了源库结构的演变始终受各地生态条件的限制^[4]。因此,生态条件的差异对作物源库关系的影响存在着显著差异。

2.1 生态条件对源的影响

源限制是指在作物产量形成过程中,源起主要决定作用。适宜的生态环境将有助于作物植株源的建成,为产量形成提供必要的物质积累;源受到限制时,库的充实将受影响。不同的地域环境对源器官的形成具有特殊影响。

欧洲属海洋性气候,降雨丰沛,全年气候温和,季节温差变化小,对作物生长较为有利。由于日照较弱,光合作用不充分,光能利用率低,产量形成主要受限于源的功能,即源决定产量,源功能持续期是该区域作物产量形成的主要决定因素^[15]。我国黄淮麦区属季风性气候,光温资源丰富,但花后易出现高温,灌浆期较短,小麦源库比值低,同样,源是该地区产量提高的主要限制因素,即关键期源的作用强度是该区域作物产量形成的主要决定因素^[29]。比较发现,在过去几十年间,生物学产量并没有明显的提高,收获指数的提高只是通过降低株高和茎秆产量从而提高籽粒产量的比重,源的作用并没有充分发挥^[11]。可见,不同地域环境对源器官的建成、功能的发挥以及对产量的贡献影响不一。因此,源决定产量、通过扩源来提高产量的思路在许多学者的研究得以体现^[11,17,20],强调源是产量形成的限制因素,认为光合作用在产量形成中起主导作用,扩大光合面积或提高光合效率就能提高产量,扩源是提高产量的主要途径。在源性能主导下,收获指数提高则更多依靠转化效率的提升,且库容的不对等匹配也会在一定程度上降低强源带来的增产效益。

仅从源性能的提高来达到产量的提高在一定区域条件下是适用的,而在不同生态环境下,库亦可能成为产量形成的限制因素。

2.2 生态条件对库的影响

库限制表明库是产量提高的主要影响因素,库决定产量形成。库受到限制表现为库容较小,库的活性受到抑制,对源运输来的同化产物容纳能力不足,直接影响产量形成。

在澳大利亚,由于日照充足,作物能充分地进行光合作用,因而产量主要由库决定^[9]。青藏高原平均气温较低,昼夜温差大,降雨量少,光照充足,因此,在青藏高原,库的扩充将是进一步获得高产的重要途径^[28],因此有学者研究提出通过库的扩充以提高产量。在实践中,基于节水目标的实现,有研究提出产量库容对源的生产的重要反馈调节作用^[30],要提高产量,必须扩大产量库容。自二十世纪九十年代以来,就有不同研究着重强调库的决定作用^[31-32],认为库能刺激叶片光合活性、调节光合活性、调节光合产物的分配,扩大库容就能提高产量,未来库的作用应该凸显。

不管是源还是库,在不同生态环境下均可对产量表现一定的限制作用。源受限制时,不能满足库的充实;库受限制时,对源的反馈作用将影响源的能力发挥。提高产量是增源还是扩库,还是两者同时提高的研究不一。但就目前研究来看^[33-34],增源与扩库同步改善将有助于建立协调的源库关系,易获得高产,尤其进一步通过扩大库源比,充分发挥库的反馈调节作用对提高收获指数、协调源库关系,实现作物单产水平的进一步提升至关重要。应用紧凑耐密型个体选择的品种改良策略^[23]和大库容群体构建的栽培策略^[32],玉米、小麦等作物收获指数稳步提升,这也成为克服环境差异影响^[30],推动作物单产水平提升的典型实践。

3 协调源库关系,提高小麦产量

协调的源库关系有助于提高产量,通过增源扩库实现。建立协调型源库关系,应当构建合理营养体基础,保证植株生殖生长所需的物质积累;生殖生长所需的物质需由花前积累和花后合成的两部分共同决定,花后适宜时期光合功能衰退时,营养器官贮存物质可及时、高效转运至库中,遗留在源器官中的贮存物不要超过维持营养体器官自身生存所需的水平;同时保证源库之间的流的畅通,源库之间的压力势要足够大,持续

时间足够长,同化物质才能高效、快速实现源端装载、库端卸载。生态和生理两方面因素会对源库关系产生影响,需要在生态和生理两个水平上进行协调型源库关系的构建^[31-36]。

3.1 从生态途径探索小麦增产

小麦全生长期内,假设品种、种植技术都适宜,在当地的光照、温度、水分、土壤条件下,小麦可以实现最高产量,即生产潜力^[4]。光、温、水、土为植株器官源的建成提供各种资源投入,各种资源的生产潜力构成了生态水平上的源。充分利用生态源,提高转化效率,可以为高产获得提供能量积累。

光合生产潜力、光温生产潜力、气候生产潜力、土地生产潜力是作物生产过程所能获得产量的影响因素,单一光资源影响下,可以获得相对的最高产量;在光温资源共同影响下,产量水平会下降,水资源、土地资源依次类推,则产量水平接近实际获得产量。产量获得是在生态水平上资源获取,在生理水平上资源转化的过程,因此提高生态资源的截获比例,可以有效提高作物生理上源的建成,促进源的扩充。对于提高生态水平上源的扩充有如下思路:(1)提高光温资源的利用效率。在上述四种资源中,水资源和土地资源是限制型的资源,光温资源是每个地区所共有的,只是水平上有差异,因此提高光温资源的比例是提高生态资源的有效途径;(2)建立适宜LAI形成早、资源截获率高的群体。依靠群体效应可以提高生态资源截获效率,在大群体强生长势拉动下,资源竞争具有明显优势,资源截获率能够显著提高;(3)利用生态差异建立生态型理想株型个体。大群体需要的是与之相互协调的理想个体,并且能够在在大群体条件下依然可以发挥个体优势,截获更多的光温水肥资源;(4)调控生育期时空变化,增加和延长资源高效利用时间。品种更替没有使得单叶光合得到改善,而延长了光合持续时间,但在小麦生育后期,光温资源较为丰富,而一天中小麦光合速率上升较慢,中午存在“午休”现象,下午光合下降较快,若能调控一天当中的光合变化,早上光合迅速上升,中午“午休”不明显,下午光合下降较慢,则可以在时间上提高资源截获与转化效率,为后期生殖生长积累更多物质;(5)发挥补偿机制,某一资源受限制时其他资源补偿不足。水资源与土地资源易受限制,其效率不易提高,根据(1)点所述,可以通过提高光温资源的效率来拉动其他资源的截获与转

化,为其他资源的高效利用提供一种拉力。

3.2 从生理途径探索小麦增产

从生理角度考虑,在收获指数提升背景下,提高产量主要有以下两条途径:一是提高植株生物量积累,二是提高生物产量向经济产量的转化。

对于生物量的提高,有三个可能途径:(1)提高单叶光合能力;(2)改进群体植株受光姿态;(3)减少呼吸消耗。品种选育对这一方面具有突出优势。

栽培途径即是要提高生物产量向经济产量的转化。经济产量是由生物产量中贮存性物质在生殖器官中的积累和在营养器官中的转化共同形成的。花前主要形成结构性物质,多余的光合产物则主要以贮藏形式积累;花后光合产物主要向籽粒中分配,结构器官中贮存物质向籽粒中转移,形成经济产量。因此,对于提高生物产量向经济产量的转化有如下思路:(1)提高生物量中贮藏物的比例;(2)提高贮藏性物质/结构性物质比例;(3)提高贮藏物中花后贮藏物的比例;(4)提高花后光合速率、增加光合积累;(5)提高灌浆速率;(6)促进灌浆后期贮藏物质的再转运;(7)调控中期的源库关系;(8)提高药隔—灌浆期的物质生产;(9)降低无效分蘖,缩小单茎叶面积;(10)限水条件下利用非叶光合潜力;(11)保障物质运输中流的通畅。

4 讨 论

提高产量还要有很多方面的研究去做,从收获指数方面考虑,仍然存在着诸多争论。第一次绿色革命通过矮化育种,收获指数得以显著提高,随之带来作物单产的飞跃;第一次绿色革命之后,产量水平的提高又将依靠什么途径?有研究认为,提高收获指数已不是未来提高作物产量的主要途径,通过增加生物产量以提高经济产量将成为发展趋势^[17-18]。究其原因,作物生理学家普遍认为,作物的收获指数是有上限的,难以突破收获指数的天花板来实现作物经济产量的提高,故未来作物产量水平的进一步提升应当通过提高生物产量来实现。有学者认为0.55是冬小麦收获指数的上限,而目前中国主要小麦产区推广品种的收获指数已经达到0.42~0.50,进一步提升空间有限。但是,通过比较,在过去二十多年间,我国小麦收获指数仅由0.37提高到0.46左右^[9,17],提高幅度约为24.3%,而从0.46跃升至0.55,仍然存在约19.6%的提升空间;同时,即使过去三十年

小麦收获指数的快速增幅显著高于水稻和玉米,与水稻、玉米收获指数相比,小麦收获指数仍存在6%~8%的差距^[17-18]。可见,虽然我国小麦收获指数在过去几十年里明显提高,但未来进一步提高的空间也并未缩小,通过提高收获指数以实现产量水平进一步跃升的潜力仍然存在^[17]。有研究认为^[17],中国冬小麦收获指数增加的主要贡献要素在于秸秆绝对产量的下降,而千粒重增加对收获指数的贡献最小。然而,基于产量构成要素分数,在收获指数提高过程中,对于穗粒数的潜力却没有能够显著挖掘^[38];展望未来,在通过矮化育种可以构建合理大群体、提高群体物质积累、扩大库容的前提下,穗粒数的稳步提升和千粒重的显著提高将有望推动小麦收获指数的进一步提升,这一现象已经在对于紧凑株型和大穗、大粒性状结合较好的小麦品种选育过程中逐步显现。

参考文献:

- [1] Hay R K M. Harvest index: a review of its use in plant breeding and crop physiology[J]. *Annals of Applied Biology*, 1995, 126(1): 197-216.
- [2] Austin R B, Bingham J, Blackwell R D, et al. Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes[J]. *The Journal of Agricultural Science*, 1980, 94(3): 675-689.
- [3] Perry M W, D Antuono M F. Yield improvement and associated characteristics of some Australian spring wheat cultivars introduced between 1860 and 1982[J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1989, 40(3): 457-472.
- [4] 徐 风. 小麦品种源库生态规律的研究[J]. *安徽农学院学报*, 1985(1): 1-12.
- [5] 宋荷仙,李跃健,冯君成,等. 小麦收获指数和源、库性状的遗传研究[J]. *中国农业科学*, 1993, 26(3): 21-26.
- [6] 姚国才,周朝飞,钱存鸣,等. 小麦品种源库性状演变分析及其在育种中的利用[J]. *江苏农业科学*, 1994(2): 1-4.
- [7] Sharma R C, Smith E L. Selection for high and low harvest index in three winter wheat populations I[J]. *Crop Science*, 1986, 26(6): 1147-1150.
- [8] 方 震,杨紫薇. 小麦收获指数的研究概况[J]. *国外农学: 麦类作物*, 1989(3): 33-36.
- [9] 张福春,朱志辉. 中国作物的收获指数[J]. *中国农业科学*, 1990, 23(2): 83-87.
- [10] 刘兆晔,于经川,杨久凯,等. 小麦生物产量、收获指数与产量关系的研究[J]. *中国农学通报*, 2006, 22(2): 182-184.
- [11] 陈新民,庞家智,李学渊,等. 北部冬麦区建国以来冬小麦品种收获指数的演变[J]. *北京农业科学*, 1992, 10(4): 8-10.
- [12] 吴纪民,吴兆苏. 长江下游地区小麦品种更替中源-库性状的变化[J]. *南京农业大学学报*, 1988, 11(1): 9-14.
- [13] 许为钢,胡 琳,吴兆苏,等. 关中地区小麦品种产量与产量结构遗传改良的研究[J]. *作物学报*, 2000, 26(3): 352-358.

- [14] 雷振生,林作楫.河南小麦品种农艺性状演变及今后育种方向[J].中国农业科学,1995,28(S1):28-33.
- [15] Shearman V J, Sylvester-Bradley R, Scott R K, et al. Physiological Process Association with Wheat Yield process in the UK[J]. Crop Science, 2005, 45(1): 175-185.
- [16] Donmez E, Sears R G, Shroyer J P, et al. Genetic grain in yield attributes of winter wheat in the great plains[J]. Crop Science, 2001, 41(5): 1412-1419.
- [17] 谢光辉,韩冬倩,王晓玉,等.中国禾谷类大田作物收获指数和秸秆系数[J].中国农业大学学报,2011,16(1):1-8.
- [18] 姬兴杰,于永强,张 稳,等.近二十年中国冬小麦收获指数时空格局[J].中国农业科学,2010,43(17):3511-3519.
- [19] 张智猛,戴良想,董立峰,等.北方冬麦区小麦品种农艺性状演变与源库问题的探讨[J].河北农业技术师范学院学报,1997,11(3):1-6.
- [20] 孙家柱,郭仁峻,田立平,等.北京地区冬小麦品种生物产量性状的遗传改良和遗传相关分析[J].华北农学报,1999,14(4):1-6.
- [21] 朱赞华,徐 风.淮北地区小麦品种类型的演变及其生理基础研究[J].安徽农学院学报,1984(2):1-12.
- [22] 许为钢,胡 琳.小麦收获指数的改良[J].麦类作物学报,1994(6):51-53.
- [23] 宋荷仙,李跃建,冯天铭.收获指数在小麦高产育种中的应用[J].西南农业学报,1989,2(2):27-31.
- [24] 于经川,刘兆晔,牟春生,等.小麦单茎源比值与产量关系的初步研究[J].华北农学报,2002,17(4):26-29.
- [25] Fisher R A, Rees D, Sayre K D, et al. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthesis rate and cooler canopies[J]. Crop Science, 1998, 38(6): 1467-1475.
- [26] Sinclair T R. Historical changes in harvest index and crop nitrogen accumulation[J]. Crop Science, 1998, 38(3): 638-643.
- [27] 邵旭平,王 平,李卫民,等.小麦收获指数与主要农艺性状的相关性探析[J].中国农学通报,2015,31(3):88-93.
- [28] 王金明,闫殿海,师 理.青藏高原春小麦育种指标的确定[J].青海农林科技,2002(2):30-32.
- [29] 慕美财,韩守良,张曰秋,等.小麦稳叶控株增穗高产新途径的理论与实践[J].吉林农业科学,2004,29(3):11-15.
- [30] 王志敏,王 璞,李绪厚,等.冬小麦节水省肥高产简化栽培理论与技术[J].中国农业科技导报,2006,8(5):38-44.
- [31] Evans J R. Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a lucerne canopy. II. Stability through time and comparison with a theoretical optimum[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1993, 20(1): 69-82.
- [32] 张永平,王志敏,王 璞,等.冬小麦节水高产栽培群体光合特征[J].中国农业科学,2003,36(10):1143-1149.
- [33] 袁鳌洲,官春云.作物收获指数的研究概况[J].作物研究,1994,8(4):45-48.
- [34] 魏爱丽,张俊平,王志敏.提高作物单产的途径与对策[J].农业现代化研究,2001,22(2):107-110.
- [35] 潘晓华,邓强辉.作物收获指数的研究进展[J].江西农业大学学报,2007,29(1):1-5.
- [36] 李亚敏,柴建明,孙振委,等.小麦收获指数与产量关系研究[J].安徽农业科学,2008,36(2):477-479.
- [37] 祝明福,王进先.吉林省中西部地区小麦品种产量及有关性状的演变趋向[J].吉林农业科学,1986(4):21-26.
- [38] 赵凤清.小麦品种资源主要经济性性状遗传潜力的研究[J].吉林农业科学,1986(2):16-20.

(责任编辑:刘洪霞)

(上接第8页)

- [3] 祁栋灵,韩龙植,张三元.水稻耐盐/碱性鉴定评价方法[J].植物遗传资源学报,2005(2):226-230,235.
- [4] 姚 姝,陈 涛,张亚东,等.利用分子标记辅助选择聚合水稻 *Pi-ta*、*Pi-b* 和 *Wx-mq* 基因[J].作物学报,2017,43(11):1622-1631.
- [5] 李亚营,李声春,李晓方,等.分子标记辅助选择聚合水稻抗虫抗病基因育种研究进展[J].广东农业科学,2016,43(6):119-126.
- [6] 田大刚,陈在杰,陈子强,等.分子标记辅助选育聚合抗稻瘟病基因和抗白叶枯病基因的水稻改良新恢复系[J].分子植物育种,2015,5(2):842-853.
- [7] 王金明,林秀云,刘晓梅,等.分子标记选择水稻抗稻瘟病基因 *Pi40* 和 *Pib* 聚合体[J].华北农学报,2012,27(2):218-221.

(责任编辑:王丝语)