

# 超高产水稻育种中理想株型研究进展

冯荣坤

(广东海洋大学农学院生物技术系, 广东 湛江 524088)

**摘要:** 简要回顾了水稻育种实践中株型研究的历史, 并从穗、叶、根、株高等方面总结了在超高产水稻育种中理想株型研究所取得的主要进展。最后指出了理想株型与优势利用相结合实现超高产育种目标所应采取的策略与技术。

**关键词:** 水稻; 理想株型; 超高产育种

**中图分类号:** S511      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1004-3268(2006)07-0019-04

## A Review on Ideal Plant Type in Rice Breeding for Super High Yield

FENG Rong-kun

(Department of Biotechnology, College of Agronomy, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088 China)

**Abstract:** Evolution of plant type in rice breeding was firstly presented in this paper, followed by a review on the progress in ideal plant type in rice breeding for super high yield from the aspects of panicle, leaf, root, plant height and so on. Techniques for using ideal plant type and heterosis utilization in rice breeding for super high yield were suggested.

**Key words:** Rice; Ideal plant type; Breeding for super high yield

水稻栽培品种的更替经历了几个阶段: 高秆农家品种→高秆改良品种→矮秆改良品种→杂交水稻。从高秆农家品种到高秆改良品种到矮秆改良品种, 产量大约提高了 20%~30%, 从矮秆品种到杂交水稻产量又提高了约 20%。水稻单产水平在经历了矮化育种和杂种优势利用 2 次大的飞跃后已有相当长一段时间停滞不前, 第 3 次产量突破将产生于理想株型与优势利用相结合的超高产育种<sup>[1]</sup>。如何使水稻理想株型与杂种优势利用相结合以提高水稻单产, 越来越受到育种工作者的重视。

### 1 水稻株型研究的历史回顾

#### 1.1 矮化育种

株型问题的研究始于小麦, 现已涉及到各种作物。20 世纪 50 年代, 我国的矮化育种是株型改良的初始阶段, 而有计划有目的的矮化育种始于 20 世纪 50 年代中期, 由原华南农业科学研究所(现广东

省农业科学院)水稻育种家黄继芳、黄耀祥在全面总结过去多年育种经验的基础上, 提出创造矮秆类型新品种。到了 20 世纪 60 年代中期, 中国南方很多籼稻地区水稻种植已经基本上实现了矮秆化。1966 年国际水稻研究所育成矮秆奇迹稻(IR8), 使水稻产量成倍提高<sup>[2]</sup>, 与小麦矮秆育种一起被称为“绿色革命”。日本的水稻矮秆育种, 开始是研究粳稻的耐肥性, 60 年代, 日本角田重三郎首先提出了水稻茎叶性状在光能利用上的重要性, 而后松岛省三又提出对“理想稻”的形态要求, 将株型改良引进栽培实践。我国水稻育种专家沈阳农业大学教授杨守仁先生提出理想株型的概念应包括: 耐肥抗倒, 生长量大, 谷草比大<sup>[3]</sup>。

#### 1.2 理想株型与优势利用相结合

20 世纪 70 年代, 水稻实现“三系”配套, 杂种优势利用获得成功, 杂交稻大面积应用于生产, 实现了水稻产量的第 2 次飞跃。然而近几十年来, 水稻品

收稿日期: 2005-12-12

作者简介: 冯荣坤(1953-), 女, 广东湛江人, 助理实验师, 主要从事作物遗传与育种教学和科研工作。

种选育虽有不少成果,但没有出现突破性进展。自从 Donald 提出“理想株型”的概念以来<sup>[4]</sup>,国内外的水稻栽培学家和育种学家便围绕这一育种上的重要主题开展了研究。松岛从高产栽培角度来研究水稻理想株型,经过多年研究之后,他提出理想稻“上部 2、3 片叶要短、厚、直立”、“多穗、短秆、短穗”以及“抽穗后保持叶色不褪,每茎尽可能有较多的绿叶”的观点<sup>[5]</sup>。更有不少育种家提出不同生态型的超高产水稻理想株型模式<sup>[2, 7~12]</sup>,如杨守仁、陈温福等的“理想株型”及“直立穗型”;黄耀祥的“半矮秆丛生快长超高产株型模式”;Khush 的少蘖、大穗模式,周开达的“重穗型”;袁隆平的超级稻形态模式,对株高、秆长、上部 3 片叶的长度、叶角、宽度提出了详细的量化指标。然而,这些株型模式是以育种家的经验总结为基础,其株型特征的理论依据有待进一步研究和证实。国际水稻研究所早在 1989 年提出培育“超级稻”,后又改称“新株型”(NPT)育种计划<sup>[13]</sup>,随后便开始新株型选育及其相关研究。经过 10 年的新株型选育和研究,发现原株型至少存在 2 个问题,即生物产量低和结实率低。造成生物产量低的主要原因是分蘖能力差,株高过矮及上部叶片面积不足。结实率低可能是由于着粒密度过高,后期物质生产低及亲本选择不当而引起的。水稻理想株型育种的中心思想就是要尽可能提高叶面积指数,要简单而易行地提高光合效率,要重视在高肥高密度下的光合产物的分配,以促进水稻在生产上的大幅度增产。而最大限度地提高群体的光能利用率,增加生物产量和经济系数,则是“理想株型”研究的共同目的。在水稻高产育种和高产栽培中,人们所做的一切努力,归根结底是为了尽可能地提高群体的光合效率和物质生产能力。而提高群体的光合效率和物质生产能力不外乎 3 个方面:增加叶面积指数,提高单位叶面积光合效率和延长光合时间。因而,水稻理想株型育种的重要意义就在于通过塑造株型来调节个体的几何构型和空间排列方式,改善群体结构和受光态势,最大限度地协调叶面积、单位叶面积光合效率和冠层持续时间的关系,使群体在较高的光合效率和物质生产水平上达到动态平衡。理想株型育种的重要意义还在于通过叶片质量的改善来提高单位叶面积净光合速率。生物产量已成为水稻进一步高产的首要限制因子,而生物产量的 30% 左右取决于单位叶面积的净光合速率,因此,提高品种的净光合速率已成为水稻理想株型研究中的重要方面。

理想株型与优势利用相结合是杨守仁首创的。杨先生 1951 年自美国归国后即开始了有目的的籼、粳稻杂交育种的基础研究,以后从籼、粳稻杂交育种中又衍生出水稻理想株型育种研究,并进一步发展为水稻超高产育种的理论研究,他在国内外最先提出了形态与机能兼顾、理想株型与优势利用相结合,从而实现优良性状的合理组配这一技术路线,在育种实践中取得了成效,目前,已成为国内外水稻超高产育种的主要形式。

## 2 水稻理想株型的研究进展

### 2.1 源、库、流的研究

由于源的生产能力改善超过了库容量的扩大,使库容量对产量的限制更为明显。因此,扩大库容量仍是提高品种产量的重要途径。在有的情况下源要“富裕”即富足有余才比较安全,才能保证穗基部籽粒及所有的弱势粒在正常的情况下灌浆良好,籽粒饱满,穗部枝梗不易枯萎。袁隆平也指出,在进行超高产育种时,在扩库的同时,更要特别重视“开源”,并指出,就水稻育种的现状而论,增源是实现超高产的关键环节<sup>[10]</sup>。

### 2.2 穗、叶、根的研究

2.2.1 穗的研究 在超高产理想株型设计中,应考虑到水稻品种有较好的分蘖能力。在我国一些水稻株型设计中均已提到分蘖能力的重要性<sup>[14]</sup>。适宜的分蘖力可提高群体生物产量,同时分蘖也是产量形成的基础。大量试验表明,分蘖力过弱往往在早期不易形成生物产量高的群体,导致生物产量低,限制产量的提高。国际水稻研究所在研究穗数型和穗重型品种的分蘖成穗及其对产量贡献的基础上,认为单株成穗 5~6 个是合理的,提出提高成穗率,以大穗实现单位面积足够的颖花数,达到高产<sup>[11]</sup>。Kim 等也提出,热带品种单株合理的成穗数为 6 个,这些茎蘖穗的穗粒重最高,且与其他茎蘖穗有显著的差异<sup>[15]</sup>。朱德峰则认为,单株成穗 9~10 个较合理,这些茎蘖成穗率高,穗型大,结实率高,且株高、抽穗期和成熟期相对比较一致<sup>[16]</sup>。上述结论不同可能是由于生态环境和生育期的差异所致。国际水稻研究所在近年的理想株型育种中已开始注意提高分蘖力,以提高生物学产量。

20 世纪 80 年代初,随着直立穗型高产品种辽粳 5 号的育成,穗型已越来越受到育种家关注。水稻根据穗颈弯曲度可划分为直立、半直立和弯曲等 3 种穗型。与半直立、弯曲穗型相比,直立穗型有利

于改善群体结构和受光态势。直立穗型品种在物质生产上的特点是抽穗前后物质生产能力均较强,生物产量高;但目前的直立穗型品种抽穗前积累在茎秆中的光合产物,抽穗后向籽粒的转移率较低,抽穗后叶面积衰减慢,群体生长率高,生产的光合产物占籽粒产量的比率低,经济系数较低。直立穗型品种一般产量潜力较高,在产量结构上的特点是穗数和穗粒数均较高,千粒重和结实率虽然偏低,但这与稻穗直立并无直接联系。直立穗型品种虽然还存在一些不良性状,但是其潜力巨大,是今后超高产水稻理想株型的研究方向之一。

从现有株型模式对穗部性状的要求来看,大多希望大穗,也有认为中等穗型较好。国际水稻研究所认为,超高产理想株型的穗粒数应达到 200~250 粒。穗粒数与叶面积关系密切。水稻产量与单位土地面积的颖花数或总粒数呈正相关,随着单位土地面积颖花量的提高,产量也随之提高。提高单位土地面积的颖花量,往往伴随着叶面积指数(LAI)的提高,但过高的 LAI 会造成群体恶化。目前大多数高产田块最大 LAI 已达 8~10,呈饱和状态。因此,须通过提高单位叶面积的颖花量,即粒叶比,来提高单位土地面积的颖花数。在此基础上,朱德峰提出选育植株上部叶片相对较小,而单穗总粒数较多的“小叶大穗”理想株型以实现超高产育种<sup>[19]</sup>。

**2.2.2 叶的研究** 叶片的直立性一直是高产品的选择指标。上部叶片直立可提高冠层光合速率,增加物质生产量,同时增加冠层基部光量,增强根系活力,提高抗倒性。叶片厚度(比叶重)与光合速率呈直线相关。大量的试验表明,较厚叶片的单位叶面积含有较高的氮,因此,光合作用强度提高。较厚的叶片较挺直,有利于密植,从而改善群体下部光照。叶色深的叶片叶绿素含量高,吸收光的能力强,有利于群体光合作用的提高,特别在光照充足的条件下。鉴于冠层上部叶片在产量形成中的重要作用,有人提出增加植株上部叶片单叶面积。但这将导致增加叶片长度,而叶片过长,易形成披叶。具有卷叶性状的叶片会提高较长叶片的挺直性,改善群体通风透光,减少发病机会,因此,选育适宜的叶片卷曲性状可预期改善品种和组合的群体光合生产和通风透光状况<sup>[17]</sup>。

**2.2.3 根的研究** 由于对根系生长、分布及其与产量形成的作用研究尚少,大多数株型模式中没有反映根系性状。朱德峰研究发现,根系活力与叶片衰老、叶片角度、叶片光合能力密切相关<sup>[17]</sup>。根系活

力高,叶绿素保持率高,叶片衰老慢。根的分布与叶片的姿势有关,直立深扎的根系一般叶片较挺直。根系活力越强,叶片也越挺直。开花后水稻吸收养分及耐早衰的能力与根系的数量,深层根系的比例和根系活力密切相关。发达的根系可以提高花后氮的吸收能力,维持叶片含氮量和光合强度,提高花后物质生产量。

### 2.3 株高与抗倒性的研究

在株型育种初期即矮化育种阶段,株高的降低使品种的耐肥、抗倒性和适于密植性显著增强,但从物质生产角度上看,矮化育种主要是提高了经济系数,生物产量并无明显变化。研究表明,目前提高水稻产量需提高株高,以此提高生物学产量。而且适当增加株高,对于降低叶片密集程度,保持中、下层叶片受光和后期籽粒充实都是有益的。但是高秆不仅易倒伏,而且不利于提高单位面积穗数。科学家一直在探索适当增加株高,而又不引起倒伏的途径。认为达到这一目标可通过以下途径实现:增加茎壁厚度,控制基部节间长度,提高叶鞘包茎度;增加植株高度,而降低茎的高度;降低稻穗在冠层中的位置,在降低植株重心的同时,减少穗对叶片的遮荫。株高的具体标准,因各地生态条件不同,各自看法不一。国际水稻研究所确定的株高标准是 95~100 cm,杨守仁等认为,北方一季粳稻超高产育种应选择 90~100 cm 的偏矮秆<sup>[1]</sup>,程侃声则认为,在云南某些无暴风雨且生育期偏长的高产粳稻区,水稻超高产育种应选株高在 110 cm 左右的品种<sup>[18]</sup>。陈温福等则认为,新株型水稻株高应达到 95~105 cm<sup>[19]</sup>。综合国内外超高产水稻品种改良和株型研究的结果,可认为,理想的水稻新株型应具有以下主要形态、生理特征:分蘖早发,整齐一致。叶片挺直、叶厚色深、夹角小、稍内卷、粒叶比高、穗大粒多、成穗率高,穗型直立。根系强壮,活力强。株高适当,100 cm 左右,茎秆粗壮,耐肥抗倒。生育期适中,日产量高,经济系数 0.6 左右。米质优良,抗病虫害及不良环境。

### 3 水稻理想株型与超高产育种研究中的问题与对策

国际水稻研究所于 1989 年提出“新株型”水稻育种计划,目标是育成增产 20%~25% 的新株型稻,以打破水稻产量徘徊的局面,实现水稻产量潜力的新突破。该所于 1994 年育成了一批以“IR65598-112-2”为代表的新株型(NPT)水稻品系。其基本特征是少蘖大穗,叶挺色深,茎粗抗倒,库大粒多,

产量潜力提高。但存在籽粒充实度差、结实率低、有效穗少、经济系数低、单株产量低等弊端<sup>[20]</sup>。试验发现,新株型水稻全生育期的物质积累呈现 2 次高峰,黄熟期后植株仍具有较强的物质生产能力,但茎鞘物质转化率低,导致生物产量潜力未能得到充分发挥。NPT 水稻的强势粒在开花后 14 d 达到灌浆高峰,弱势粒表现出 2 次灌浆现象。籽粒中三磷酸腺苷(ATP)酶活性明显低于对照“特青”和“汕优 63”,且 NPT 水稻穗颈维管束的总面积较小,影响了物质向穗部运输<sup>[21]</sup>。总之,NPT 水稻虽有理想株型,但无良好的形态机能,造成其生物产量优势未能充分发挥,经济产量较低。国内在理想株型育种方面虽已创造出一些新株型优异种质,但其产量水平离超高产育种产量的预期目标尚有一定差距。

目前,科学家们正在朝着改良株型实现产量突破的目标努力。为达到这一目标,我们认为可以从以下几个方面入手:坚持理想株型与优势利用相结合的方向,即形态与机能兼顾,利用籼、粳稻亚种间杂交或地理远缘杂交创造新株型和强优势,再通过复交或回交优化性状组配是选育超高产品种的有效途径;修改 NPT 原来少穗的设计,以略增加分蘖力来达到增加生物学产量的目的,以加长 NPT 水稻的穗长,减少着粒密度,使其保留大穗又改善灌浆充实;扩大 NPT 水稻的遗传多样性,包括利用温带粳稻,选用结实率和充实度好的亲本以及在早代就给予充实度一定的选择压,选择分蘖同步整齐的材料;选择抗病虫害、茎秆粗壮抗倒伏的材料,同时兼顾稻米品质;以常规杂交育种为基础,利用转基因技术以及分子标记辅助选择,进一步开发和聚合有利于改良株型、提高产量、改善品质、增强抗性的优异基因。

#### 参考文献:

- [1] 杨守仁. 水稻超高产育种的新动向——理想株型与优势利用相结合[J]. 沈阳农业大学学报, 1987, 18(1): 1—5.
- [2] Khush G S. Modern varieties— their real contribution to food supply and equity[J]. Geo Journal, 1995, 35(3): 275—284.
- [3] 杨守仁. 杨守仁水稻文选[M]. 沈阳: 辽宁科技出版社, 1998.
- [4] Donald C M. The breeding of crop ideotypes[J]. Euphytica, 1968, 17: 385—403.
- [5] 松岛省三. 稻作的理论与技术[M]. 庞诚译. 北京: 中国农业出版社, 1981.
- [6] Khush G S. Prospects of and approaches to increasing the genetic yield potential of rice[A]. Rice research in asia, progress and priorities[C]. CAB International and IRRI, 1996. 59—71.
- [7] 陈温福, 徐正进, 张文忠, 等. 水稻新株型创造与超高产育种[J]. 作物学报, 2001, 27(5): 665—672.
- [8] 黄耀祥. 水稻丛化育种[J]. 广东农业科学, 1983(1): 1—5.
- [9] 周开达, 马玉清, 刘太清, 等. 杂交水稻亚种间重穗型组合的选育——杂交水稻超高产育种的理论与实践[J]. 四川农业大学学报, 1995, 13(4): 403—407.
- [10] 袁隆平. 杂交水稻超高产育种[J]. 杂交水稻, 1997, 12(6): 1—6.
- [11] Peng S, Khush G S, K G Cassman. Evolution of the new plant ideotype for increased yield potential [A]. breaking the yield Barrier[C]. IRRI, 1994. 5—20.
- [12] Khush G S. Breaking the yield frontier of rice [J]. Geo Journal, 1995, 35(3): 329—332.
- [13] Peng S, K G Cassman, S S Virmani, et al. Yield potential trends of tropical rice since the release of IR8 and the challenge of increasing rice yield potential [J]. Crop Science, 1999, 39: 1552—1559.
- [14] 周开达. 四川水稻超高产育种的发展趋势[J]. 西南农业学报, 1998(11): 1—12.
- [15] Kim JK, B S Vergara. A low tillering ideotype of rice plant for increasing grain yield potential [J]. Korean Journal of Crop Science, 1991, 36(2): 134—142.
- [16] 朱德峰, 严学强. 提高水稻品种产量潜力的农艺学和生理学观点[J]. 西南农业学报, 1998, 11 (增刊): 141—147.
- [17] 朱德峰. 水稻超高产途径与株型的研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2000.
- [18] 程侃声. 亚洲稻籼粳亚种的鉴别[M]. 昆明: 云南科学技术出版社, 1993.
- [19] 陈温福, 徐正进, 张龙步. 水稻超高产育种的生理基础[M]. 沈阳: 辽宁科技出版社, 1995.
- [20] 杨仁崔, 杨惠杰. 国际水稻研究所新株型稻研究进展[J]. 杂交水稻, 1998, 13 (5): 29—31.
- [21] 郭玉春, 林文雄, 梁义元, 等. 新株型水稻物质生产与产量形成的生理生态 I. 新株型水稻物质生产与灌浆特性[J]. 福建农业大学学报, 2001, 30(1): 16—21.