

Crop Yield Physiology and Processes

作物产量 ——生理学及形成过程

D·L·Smith C·Hamel 著
王璞 王志敏 周顺利 田晓莉 译



中国农业出版社

Translation from the English language edition:
Crop Yield edited by Donald L. Smith and Chantal Hamel
Copyright © Springer-Verlag Berlin Heidelberg 1999
All Rights Reserved

译者前言

随着人口增长和人民生活水平提高对粮食等农产品需求的不断增加,人类正面临着巨大的挑战。我国用地球上 7% 的耕地养活了世界 22% 的人口,创造了人类的奇迹。但是,我国人多地少,耕地资源有限,未来的挑战更加严峻。由于城镇、交通、工业等的快速发展和生态环境保护,可耕地面积逐年减少;在可耕地中,一半以上土地因旱涝、瘠薄、盐碱等原因使产量低而不稳。面对即将到来的人口高峰压力,不断提高单位面积作物产量,实现作物高产优质,保障食物安全和农产品有效供给,是我国今后相当一段时间内面临的艰巨任务。进一步挖掘作物产量潜力,就必须对作物的生长发育规律、作物产量形成过程及其生理学深入了解,再根据环境条件和作物的特性进行调控,才能获得高产、优质和高效。《作物产量——生理学及形成过程》是一部有助于更好地理解作物的产量生理与调控机制的好书。

该书由从事作物学研究的多位国际著名专家共同撰写完成,包括了农业生产栽培的 16 种主要作物:小麦、燕麦、大麦、水稻、玉米、向日葵、棉花、黄麻、甘蔗、甜菜、马铃薯、豇豆、大豆、白三叶草、苜蓿和牧草。内容涉及作物产品形成生态生理学原理及其调控过程,如作物生育与模拟、光合物质生产与产量形成、环境胁迫与水肥利用效率、产量与品质的调控途径等。书中引用大量翔实的文献资料和实验数据,阐述了与作物产品形成过程有关的研究动态和最新成果,对于我国从事作物科学研究的科技工作者有重要指导或参考价值,可作为农业高等院校作物生产专业研究生的主要教材及本科生教学的重要参考书。

参加本书翻译和整理工作的还有杨佑明、赵环环、王启现、赵秀琴、范仲学、魏亚萍、王伟东、魏爱丽、高鹏、关东明、王建华、杨相勇等。本书是集体努力的结果,译者希望借此能为我国作物生产科学与技术的发展尽一分微薄之力。由于水平有限,错误在所难免,敬请读者批评指正。

译者

2001 年 8 月于北京

前 言

《作物产量——生理学及形成过程》一书是为那些正在试图更好地理解作物的活动,尤其是作物形成对人类有价值产品的生产过程的人们准备的。撰稿人都是不同研究领域内世界知名专家,他们分别从事特定的、人类赖以生存的食物和纤维等重要农作物有关生产过程的研究。

当今世界人口正在持续增长,21 世纪中叶将会达到高峰并稳定下来。关于达到高峰时的人口水平有许多争论,大多数人估计在 100 亿人以内。目前,世界上大约有 8 亿人的食品安全还得不到保障。

过去的 50 年间,农业研究领域各个方面的共同努力使得世界作物的产量增加了大约 2.5 倍。考虑到新增人口对食物的需求及人类生活水平的提高,预计在未来的 50 年农业研究者必须重复这一成就。

分子遗传学为我们提供了关于多种有机体的大量信息。目前,新的有机体基因组序列分析正在以每 2 周大约完成一个有机体的速度进行。最近,主要谷类作物,如小麦、水稻和玉米的基因组序列分析已经开始。可以肯定世界上的主要作物在不久的将来都将会被测序。理解由基因组中基因编码的所有蛋白质如何联合起来,组成各种作物的生理学将是下一个伟大的挑战。这将首先在细胞水平上,继之在整株水平和生态生理水平上造成最大的影响。我们正处于生物学的黄金时代,我们很快会在生物有机组成的任何水平上获得所有的信息。这项工作将自基因水平开始,然后很快逐步进入蛋白质水平和生理学水平。对我们这些正在从事农业研究的人来说,这将继续是一个巨大挑战和伟大机遇并存的年代。因此,生理学将在未来的 10 年中扮演关键的角色。

目 录

1 小麦生长和产量的生理控制:分析与综合	(1)
R. K. M. HAY	
1.1 引言	(1)
1.2 产量构成	(2)
1.3 小麦发育	(2)
1.3.1 主茎顶端叶片、小穗和小花的发端	(3)
1.3.2 叶片的出现和扩展:分蘖的发育	(4)
1.4 发育的数量特征:冠层建成	(5)
1.4.1 萌发和出苗	(5)
1.4.2 叶片出生	(6)
1.4.3 最终叶片数	(9)
1.4.4 叶片扩展	(10)
1.4.5 叶片衰老	(12)
1.4.6 分蘖	(12)
1.4.7 叶面积指数	(13)
1.5 (绿色)叶面积指数和 PAR 的截获	(14)
1.6 辐射利用效率	(15)
1.6.1 单叶和冠层的光合效率	(15)
1.6.2 小麦冠层的辐射利用效率	(16)
1.6.3 辐射利用效率的变化:逆境和个体发育	(17)
1.7 发育的数量特征:籽粒群体密度的形成	(19)
1.7.1 器官存活的模拟	(20)
1.7.2 籽粒产量及其构成因素的模拟	(22)
1.8 小结	(23)
参考文献	(24)
2 燕麦的生长发育——特别关于源库互作和生产力	(31)
P. PELTONEN-SAINIO	
2.1 作为作物生理学研究对象的燕麦	(31)
2.2 农业角度的燕麦生育时期和生育阶段	(31)
2.2.1 生育时期	(31)
2.2.2 生育阶段	(33)
2.3 冠层结构和功能及其与干物质生产的关系	(35)
2.3.1 冠层尽早封闭及产量潜力形成期间最适 LAI 的获得	(36)
2.3.2 籽粒生长期维持 PAR 的有效截获	(36)
2.4 产量潜力形成与实现期间的竞争库——营养器官	(39)

2.4.1	根系生长和功能:作物生理学中被隐藏的部分	(39)
2.4.2	分蘖:是同化物的浪费者还是经济贮藏者?	(40)
2.4.3	茎秆伸长和株高对同化物竞争的影响	(41)
2.4.4	籽粒灌浆——产量潜力实现的最后一个过程	(41)
2.5	有必要描述燕麦的理想株型吗?	(43)
	参考文献	(44)
3	大麦:产量生理学	(52)
	D. L. SMITH, M. DIJAK, P. BULMAN, B. L. MA and C. HAMEL	
3.1	生长锥发育及其对产量的贡献	(52)
3.1.1	花序发育	(52)
3.1.2	产量构成因素	(54)
3.2	分蘖及其对籽粒产量的贡献	(54)
3.2.1	分蘖	(54)
3.2.2	分蘖和产量	(56)
3.2.3	分蘖:激素控制和植物生长调节剂	(56)
3.3	籽粒灌浆	(57)
3.4	碳代谢	(59)
3.4.1	光合作用和辐射能利用效率	(59)
3.4.2	水分利用效率	(59)
3.4.3	收获指数	(61)
3.4.4	干物质分配	(61)
3.5	氮代谢	(62)
3.5.1	氮吸收	(62)
3.5.2	硝酸和亚硝酸还原酶活性	(62)
3.5.3	氮同化	(63)
3.5.4	衰老	(63)
3.5.5	氨基酸运转	(63)
3.5.6	氮吸收模式	(64)
3.5.7	籽粒氮	(64)
3.6	蛋白质合成和氨基酸组成	(65)
3.7	开花前的碳和氮对产量的贡献	(65)
3.7.1	籽粒灌浆期碳的再运转	(65)
3.7.2	籽粒灌浆期氮的再运转	(66)
3.8	磷吸收与菌根联合体	(66)
3.9	钾吸收	(67)
3.10	植株倒伏和生长调节剂	(67)
3.11	小结	(68)
	参考文献	(68)

4 水稻	(90)
A. R. SHARMA and D. P. SINGH	
4.1 引言	(90)
4.2 生长和发育	(90)
4.2.1 营养生长	(91)
4.2.2 生殖生长	(93)
4.3 光合作用与干物质生产	(93)
4.3.1 叶片光合速率	(94)
4.3.2 叶向	(95)
4.3.3 叶面积	(95)
4.3.4 品种差异	(96)
4.4 生长和产量的环境控制	(96)
4.4.1 降雨	(96)
4.4.2 温度	(99)
4.4.3 光	(99)
4.4.4 CO ₂ 浓度	(100)
4.4.5 相对湿度和风速	(100)
4.5 产量决定过程	(101)
4.5.1 同化物的贮藏	(101)
4.5.2 产量能力的决定	(102)
4.5.3 同化物的运转与分配	(102)
4.5.4 开花前和开花后碳水化合物对籽粒产量的贡献	(103)
4.5.5 源—库关系	(103)
4.6 产量构成因素分析	(104)
4.6.1 颖花数	(105)
4.6.2 结实率	(106)
4.6.3 败育率	(107)
4.6.4 粒重	(107)
4.7 对栽培因素的反应	(107)
4.7.1 成苗方法	(107)
4.7.2 氮肥施用	(109)
4.8 提高产量潜力	(110)
4.8.1 产量潜力的估算	(110)
4.8.2 产量改良的生理特性	(111)
4.8.3 产量潜力和氮肥需求	(113)
4.9 新株型	(113)
4.9.1 灌溉生态系株型	(114)
4.9.2 雨养生态系统的株型	(116)
4.9.3 新株型发展的目前状况	(117)

4.10 杂交稻	(117)
4.11 生物技术方法	(118)
4.12 未来的方向	(120)
参考文献	(120)
5 玉米生理学	(132)
M. TOLLENAAR and L. M. DWYER	
5.1 引言	(132)
5.1.1 历史、生产和利用	(132)
5.1.2 分类学和形态学	(133)
5.1.3 农学和生理学	(133)
5.2 物候学	(133)
5.2.1 阶段发育	(133)
5.2.2 相对成熟期和发育速率	(135)
5.3 干物质积累	(140)
5.3.1 入射的太阳辐射	(140)
5.3.2 太阳辐射的吸收	(141)
5.3.3 辐射利用效率和总干物质的积累	(144)
5.4 干物质分配	(145)
5.4.1 一般的源—库关系	(145)
5.4.2 源强度	(146)
5.4.3 叶片输出	(146)
5.4.4 临时贮存	(147)
5.4.5 对氮需求的竞争	(147)
5.5 遗传改良	(148)
附录	(150)
参考文献	(150)
6 叶片伸展和物候发育:向日葵适应性、生长和产量的关键决定因子	(159)
V. O. SADRAS and N. TRAPANI	
6.1 引言	(159)
6.2 表型适应性	(159)
6.2.1 产量对冬播的反应	(160)
6.2.2 产量对植株密度的反应	(161)
6.3 叶面积	(162)
6.3.1 叶面积、光截获和作物生长	(163)
6.3.2 叶面积构成成分	(164)
6.3.3 叶片伸展对水分有效性的反应	(165)
6.3.4 氮素对生长和发育的影响	(167)
6.4 物候发育	(169)

6.4.1 物候模式和产量	(169)
6.4.2 生理基础和物候发育的模型化	(170)
6.5 小结	(172)
参考文献	(173)
7 棉花——与同化能力、花生产、结铃及产量相关的因素	(182)
J. J. HEITHOLT	
7.1 引言	(182)
7.1.1 产量的一般特征	(182)
7.1.2 产量构成因素的相对重要性	(183)
7.2 根系和冠层的发育	(184)
7.2.1 形态建成期	(185)
7.2.2 太阳辐射的截获	(185)
7.2.3 冠层结构	(186)
7.3 CO ₂ 同化能力	(187)
7.3.1 冠层 CO ₂ 交换率	(187)
7.3.2 单叶 CO ₂ 交换率	(188)
7.3.3 蕾铃的 CO ₂ 交换率	(189)
7.4 蕾铃的形成	(189)
7.4.1 保蕾保铃	(189)
7.4.2 保铃/落铃的生理	(190)
7.4.3 开花数和产量	(191)
7.4.4 落铃和产量补偿	(192)
7.4.5 果节位置的重要性	(193)
7.5 碳水化合物代谢和利用	(194)
7.5.1 叶片同化生理	(194)
7.5.2 纤维同化生理	(194)
7.6 环境效应	(194)
7.6.1 温度	(195)
7.6.2 营养	(195)
7.6.3 CO ₂ 富集与产量	(195)
7.7 监测与管理	(195)
7.7.1 生长调节剂	(196)
7.7.2 棉花生长终止	(196)
7.8 育种和产量生理研究的挑战	(197)
7.8.1 处理和基因型比较	(197)
7.8.2 管理强度	(197)
7.9 小结	(198)
附录——棉花产量生理学术语汇编	(198)
参考文献	(199)

8 黄麻	(210)
P. PALIT	
8.1 引言	(210)
8.2 种子:活力和萌发	(211)
8.3 幼苗生长和前期田间管理	(212)
8.4 根系	(213)
8.5 叶面积、光截获和冠层光合作用	(213)
8.6 CO_2 代谢和碳利用效率	(215)
8.7 同化物运转与分配	(216)
8.8 光周期和成花	(218)
8.9 黄麻产量的提高:问题与前景	(218)
参考文献	(219)
9 甘蔗	(224)
S. E. LINGLE	
9.1 引言	(224)
9.1.1 经济价值	(224)
9.1.2 植物学描述	(224)
9.1.3 解剖学和形态学	(225)
9.2 生长和产量动态	(228)
9.2.1 群体建成	(228)
9.2.2 生长和糖分积累	(229)
9.3 蔗糖的合成与分配	(232)
9.3.1 光合作用	(232)
9.3.2 同化物运转和分配	(233)
9.3.3 茎秆结构与蔗糖贮藏	(233)
9.3.4 蔗糖代谢	(234)
9.4 小结:提高蔗糖产量的展望	(236)
参考文献	(237)
10 糖用甜菜	(244)
T. H. THOMAS	
10.1 引言	(244)
10.2 作物建成和早期发育	(244)
10.2.1 幼苗的建成	(244)
10.2.2 种子活力鉴定	(245)
10.2.3 改善种子性能	(245)
10.2.4 控制种子生产	(246)
10.3 叶片生长和发育	(246)
10.4 纤维根发育	(247)

10.4.1 土壤中的根系生长	(247)
10.4.2 根冠比	(248)
10.5 贮藏根的生长发育	(248)
10.5.1 贮藏根的结构发育	(248)
10.5.2 蔗糖积累	(249)
10.6 光合作用和生长	(249)
10.6.1 叶片中的碳固定	(249)
10.6.2 光和光合作用	(250)
10.6.3 光合效率的修饰	(250)
10.7 水分关系和胁迫	(251)
10.7.1 水分吸收的控制	(251)
10.7.2 胁迫耐性	(251)
10.8 同化物分配	(251)
10.8.1 植株中同化物的转移	(251)
10.8.2 根中同化物的贮藏	(252)
10.8.3 蔗糖贮藏能力的改善	(253)
10.9 作物生长和蔗糖积累	(253)
10.10 糖用甜菜和气候变化	(254)
10.11 糖用甜菜的未来	(254)
参考文献	(255)
11 马铃薯	(261)
J. VOS	
11.1 引言	(261)
11.2 马铃薯植株的基本模式图	(261)
11.3 生理年龄与生长势	(263)
11.4 植株组成部分间的数量关系	(264)
11.5 块茎形成过程	(265)
11.6 发育速率和发育持续时间	(266)
11.7 辐射截获、生长速率和总干物质生产	(267)
11.8 温度与作物生长速率	(268)
11.9 干物质分配	(269)
11.10 氮素营养与马铃薯生产	(270)
11.11 干旱与马铃薯生产	(272)
11.12 二次生长	(272)
11.13 块茎大小分布	(273)
参考文献	(273)
12 豇豆	(278)
A. E. HALL	

12.1	引言	(278)
12.2	最适环境条件下的籽粒产量	(278)
12.3	干旱条件下的籽粒产量	(281)
12.4	光周期和温度对物候学及胁迫响应的影响	(284)
12.5	小结	(286)
	参考文献	(287)
13	大豆生理及共生固氮	(293)
	F. ZHANG and D. L. SMITH	
13.1	起源及简介	(293)
13.2	植株发育	(293)
13.2.1	萌发和营养生长期	(293)
13.2.2	生殖生长期	(294)
13.3	作物生理	(295)
13.3.1	碳同化和代谢	(295)
13.3.2	水分需求和水胁迫	(297)
13.3.3	矿质营养和代谢	(298)
13.4	共生固氮	(300)
13.4.1	氮的固定	(300)
13.4.2	根瘤形成	(300)
13.4.3	共生配偶体之间的识别	(301)
13.4.4	生物化学和生理	(301)
13.4.5	一般遗传性状	(302)
13.4.6	影响大豆固氮的因子	(303)
	参考文献	(305)
14	白三叶草生长与产量的生理调控	(313)
	J. R. CARADUS and M. J. M. HAY	
14.1	白三叶草的生长方式	(313)
14.1.1	无性生长习性	(313)
14.1.2	无性生长的例外	(313)
14.1.3	斜向生长习性	(313)
14.1.4	开花	(314)
14.2	白三叶草生长的生理调控	(314)
14.2.1	环境的影响	(315)
14.2.2	相关因素	(320)
	参考文献	(322)
15	苜蓿生长与产量的生理调控	(334)
	J. J. VOLENEC	
15.1	引言	(334)

15.2	苜蓿产量构成分析	(334)
15.3	影响苜蓿产量构成的因子	(336)
15.3.1	苜蓿的宿生性	(336)
15.3.2	单茎生物量	(338)
15.3.3	单株的茎数	(342)
15.4	小结与展望	(342)
	参考文献	(343)
16	饲草生长与产量的生理调控	(348)
	A. R. OVERMAN and D. M. WILSON	
16.1	引言	(348)
16.2	动态模型	(348)
16.2.1	概率模型	(349)
16.2.2	扩展的概率模型	(349)
16.2.3	现象学模型	(349)
16.3	季节模型	(351)
16.3.1	Logistic 模型	(351)
16.3.2	扩展的 Logistic 模型	(351)
16.3.3	多重 Logistic 模型	(353)
16.3.4	扩展的多重 Logistic 模型	(353)
16.3.5	收获间隔与有效水	(354)
16.4	示例	(355)
16.4.1	多年生暖季型饲草	(355)
16.4.2	一年生暖季型饲草	(358)
16.4.3	一年生冷季型饲草	(361)
16.4.4	收获间隔	(363)
16.5	小结	(367)
	参考文献	(369)

1 小麦生长和产量的生理控制:分析与综合

R. K. M. HAY

1.1 引言

对于作物生理学,尤其是温带禾谷类作物生理学而言,20世纪70年代是革命性的。在此以前,很难将作物年产量与那些已知影响光合作用的因素(在控制实验中发现),特别是光辐射联系起来(Evans等,1975)。而且由Watson在Rothamsted发展起来的作物田间生长分析方法的应用似乎也已走到尽头:对叶面积指数和净同化率的分析几乎不能得出可感知的作物生长速率,特别是在叶面积指数较高的情况下(Watson等,1963;Russell等,1989)。同时,由于谷类作物的适应性较强,因而在利用实验室结果解释光合作用的环境控制及决定籽粒生长的源库关系时,人们遇到了难以克服的智力挑战。通过任意改变种植材料和环境条件,竞争协同的结果最终都可以证明光合作用和产量形成是库限制还是源限制(Evans,1993)。

这场革命主要是由便宜且耐用的日辐射测量仪的问世引发的(例如,Szeicz等,1964),这种仪器使得在田间对作物冠层截获的光合辐射(PAR)进行长时期持续监测第一次成为可能。正如20世纪60年代的开创性工作所预言的那样(Monteith,1977),这种在群体条件下对温带谷类作物的测量表明,不仅收获时的生物产量与冠层截获的PAR累积总量呈线性相关,而且在非逆境条件下小麦和大麦线性相关斜率(即光能利用效率 ϵ ,以 $\text{g DM} \cdot \text{MJ}^{-1} \text{ PAR}$ 表示)的变化也不十分明显(例如,在英国中部;Gallagher和Biscoe,1978a)。并且在谷类作物开花前的生长过程中,干物质积累速率与PAR截获量呈线性相关;由于已知光合速率取决于叶龄和环境因子,特别是辐照度、氮素和水分供应,故这一结果出乎人们的意料。

这种观察是重要的,原因很多:第一,它们有力地证明,如果拥有适当的装置,在田间能够较好地研究作物生理学(如果完全可能,则应该)。从大田中获得的数据可以建立非常确定的相互关系。第二,对于温带谷类作物而言, ϵ 和单粒重(Gallagher和Biscoe,1978b)及收获指数(Hay,1995;Moot等,1996)一样,是(个体发育和作物之间)一个相对稳定的参数,这一观念使人们的一部分注意力从作物光合作用的研究中游离,更多地集中到有关PAR截获的变化动态以及决定谷类作物群体密度的因子等方面。随后,在20世纪80年代和20世纪90年代初期,大量的工作(Garfield,1990)投向谷类作物器官发育过程(叶片、分蘖、小穗和小花的发端、扩展和衰老)的量化研究及其后来的模拟研究中(Gallagher,1979;Kirby和Appleyard,1984;Hay和Kirby,1991;Ritchie和NeSmith,1991)。进行这些模拟工作是因为需要预测气候变化对作物产量的影响(例如,Butterfield和Morison,1992;Goudriaan,1996)。只是在20世纪80年代后期,研究方向才又向环境对作物光合作用和 ϵ 的影响等方面转移(例如,Kiniry等,1989)。

因为在过去的10年里,小麦产量生理学已成为许多综合性评述文章的主题(例如,Lupton,1987;Hay和Walker,1989;Hay和Kirby,1991;Ritchie,1991;Slafer和Rawson,1994),本章将集中论述来自作物生理学革命的重要概念:器官发育的量化分析(以及由其结果综合的

模拟模型)和小麦(特别是生产条件下的温带小麦)辐射能利用效率的决定因子。目的是提供一份研究进展报告,该报告假设环境和遗传因子主要通过 PAR 的截获,而不是通过辐射能利用效率来控制小麦产量。

1.2 产量构成

小麦的籽粒产量(Y)可以通过下述公式来表示(Monteith, 1977; Hay 和 Walker, 1989):

$$Y = Q \times F \times \epsilon \times H \quad (1)$$

这里 Q 是作物全生育期所接受的太阳入射辐射总量; F 是冠层截获的太阳入射辐射总量(Q)的比例; ϵ 是冠层的辐射能利用效率; H 是收获指数(虽然作物群体生物量应包括地下部分,但在实际应用中只包括地上部分)。

在这些产量构成因素中, Q 是由农学家不能控制的因子决定的, H 及其开花后的增长率在无胁迫条件下(即在大多数生产条件下)有较高的遗传力(Hay, 1995; Moot 等, 1996; Wheeler 等, 1996)。因此,遗传和环境因子(包括那些通过土壤和根系影响产量的因子)一般通过两个参数来影响产量: F 和 ϵ 。由于目前对冠层发育的调控已经了解很多(见 1.4),且 ϵ 在作物生育期中基本保持不变(见 1.6),所以方程(1)可以被用来预测作物产量,也可用来模拟和解释过去产量的发展。

籽粒产量也可以用一组更传统的构成因素来表示:

$$\text{籽粒产量} = \text{穗群体密度} \times \text{每穗的籽粒数} \times \text{平均单粒重} \quad (2)$$

由于平均单粒重是一个相对稳定的变量(Hay 和 Walker, 1989),上述公式可简化为:

$$\text{籽粒产量} = \text{籽粒群体密度} \times \text{平均单粒重} \quad (3)$$

过去,方程(2)和(3)已被广泛地用于解释遗传和环境因子如何在作物发育的不同阶段(分蘖、小穗和小花的发生与死亡;籽粒灌浆;Hay 和 Walker, 1989)影响收获的籽粒产量。但是,随着对生殖生长量理解的深入,方程(3)在模拟和预测籽粒产量及其构成方面也是有用的。正如我们将在 1.7 看到的一样,已证实这种模拟比模拟光照截获更为困难。

1.3 小麦发育

小麦植株的生长发育涉及到两个密切协调的过程,这引出了光合产物的源(叶)和库(可育的小穗/小花)(Hay 和 Kirby, 1991)。这两种类型的器官形成于每个可育主茎的顶端,但形成的原基总数及这些原基在营养器官和生殖器官之间的分配则取决于遗传和环境因子,特别是温度和光周期。一旦开始发育,小穗/小花的存活看来取决于更大范围的植物和环境因子,包括氮素水平,碳水化合物的供应,水分关系和温度;相反,可育小麦茎上的所有叶原基都可以存活并发育为成熟叶片,并且叶片的正常衰老通常在其全展后至少经过一个叶片出生间隔期才开始。对于主茎和分蘖而言,这两个相互协调过程间的关系可以用图 1-1a~b 的冬小麦植株模型来描述。Richman 和 Klepper(1995)提供了另一个巧妙的方法来说明顶端发育的协调性。有关小麦发育量化方面的研究在 1.4 和 1.7 中有更详细的说明。

1.3.1 主茎顶端叶片、小穗和小花的发端(图 1-1a,图 1-1b)

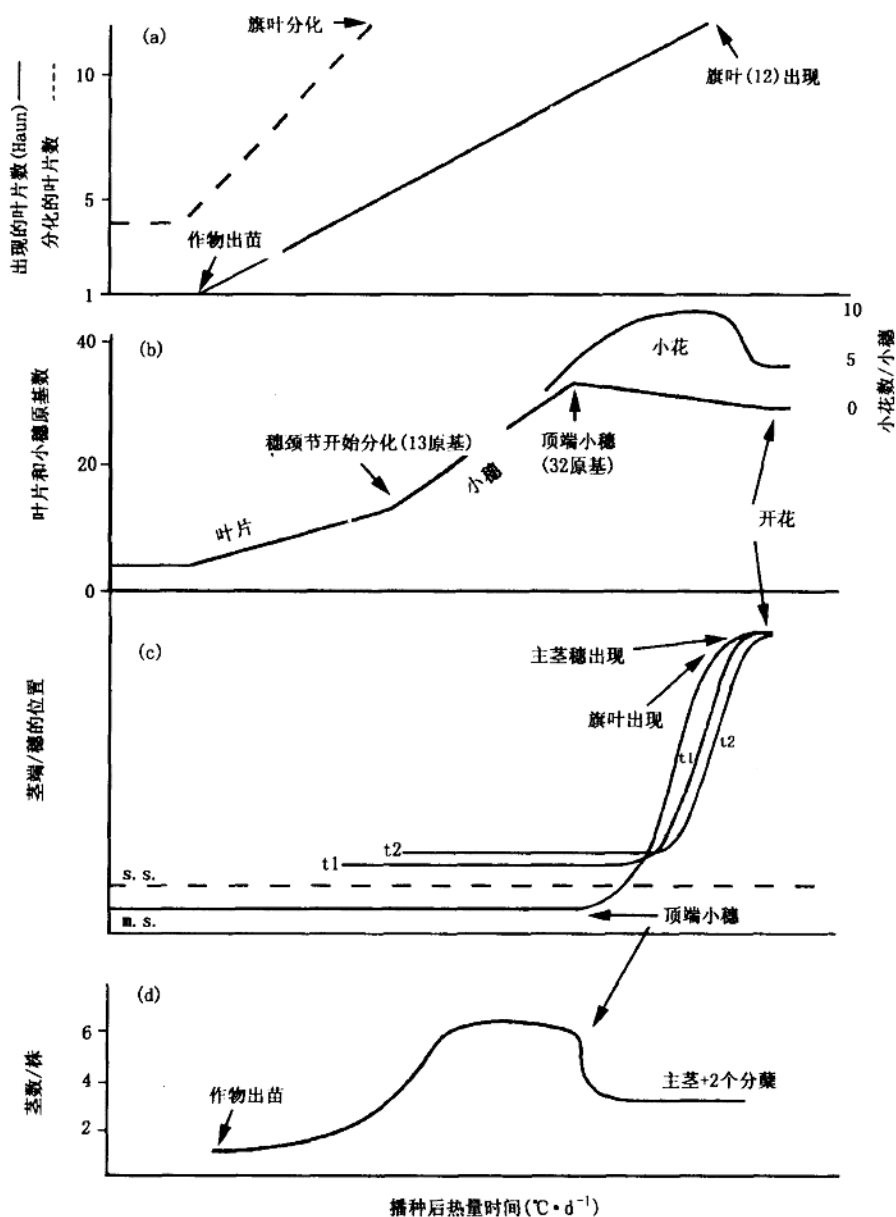


图 1-1 冬小麦模式植株(12 片主茎叶, 每个主茎穗有 19 个小穗, 每小穗有 4 个籽粒)发育的热量时间过程, 包括事件之间的关系。图 1-1a 为主茎叶片的分化和出现; 图 1-1b 为主茎叶片、小穗和小花的分化和死亡(包括图 1-1a 叶片开始分化的量的变化); 图 1-1c 为与土壤表面(s. s.)有关的主茎(m. s.)和前两个分蘖(t_1, t_2)茎顶端的相对位置; 图 1-1d 为主茎分蘖的出生与死亡

(Hay 和 Kirby, 1991)

成熟小麦籽粒带有 3 个或 4 个叶原基,到作物出苗时,又有 2 个或 3 个叶原基发育形成。此后,位于土表下的主茎顶端持续以大约 50 度/日的间隔(叶片出生间隔期)有规律地发生叶原基,直到未来的穗颈节开始发育;这是第一个小花原基(Kirby 和 Appleyard,1984,1987)。从营养生长向生殖生长转变的时间取决于光周期(作物只有出苗后才可感知光周期,即最早在 6 叶期),冬性品种转变的时间受低温春化作用的调节(籽粒吸水膨胀以后可感知低温)。例如,图 1-1 所示的冬性品种需要经过春化作用,故到第 12 叶原基穗颈节才形成。

虽然这种重要转变的整株或顶端征兆不明显,但在这种转变发生时或在少数几个原基内,原基发生速率急剧上升(即小穗的间隔期比叶片短);顶端“二棱”特征一般出现在最大小穗分化数的 50%之前(Kirby 和 Appleyard,1984,1987;Delécolle 等,1989),此特征可以作为主茎不可逆地转向花生长的信号。小穗的高速形成一直持续到末端小穗开始发育,这个小穗所在平面与早期分化小穗所在的平面正好呈直角,因而容易识别。这一事件发生的时间取决于光周期,但它也与叶、穗、茎发育的协调性有关(Hay 和 Kirby,1991);末端小穗的起始与茎节间开始伸长同时发生,茎节间的伸长把具有胚性的穗及时地从近地表抬高到旗叶以上以便开花(图 1-1c)。对茎伸长的详细研究强调了茎伸长和顶端发育的高度协调性(Kirby 等,1994)。

小穗内小花(每一潜在籽粒所处的位置)的分化开始于幼穗的中部,然后以一种趋同的方式向顶端发展,当末端小穗开始发育时所有的小穗处于同一发育时期(Hay 和 Kirby,1991)。小花(每穗最多可形成 12 朵小花)自末端小穗形成至旗叶出现前后持续分化。小花死亡率很高,开花时每个小穗仅有 2~6 朵小花可以存活(见表 1-2)。这时穗顶部和基部还会出现整个小穗大量死亡的情况,授粉期间,穗基部和顶部的潜在籽粒会进一步损失。

1.3.2 叶片的出现和扩展:分蘖的发育(图 1-1c,图 1-1d)

第一片真叶叶尖从胚芽鞘中长出时,主茎顶端已形成 5~7 个叶原基,后面的叶大约每间隔 100 度/日长出一片(叶片出生间隔期以相邻的叶尖或叶舌出现的时间间隔表示),直到最后一叶或旗叶(图 1-1 中第 12 叶)长出;尽管叶片露出前一片叶的叶鞘之前必须穿过的地上距离不断增加,但这种叶片出现的规律性保持不变(图 1-2)。由于叶片出生间隔期大约是叶原基形成间隔期的 2 倍,所以叶原基和部分展开叶不断积累,导致旗叶在营养生长转为生殖生长(穗颈节开始发育)很久以后才出现。

另外,由于叶片扩展的持续时间超过了叶片出生间隔时间(见 1.4),所以每片叶的叶尖在前一片叶的叶舌出现之前就已显现。因此,在小麦营养生长期和生殖生长早期,每个主茎带有 3~5 片可见绿叶:一片叶处于扩展早期,一片叶已完全展开,1~3 片叶正逐渐衰老(1.4;Weigand 等,1981;Hay 和 Tunnicliffe Wilson,1982)。

小麦冠层很少仅由主茎构成。例如,温带种植区(欧洲北部),生产上的小麦群体密度($200\sim 300$ 株 $\cdot m^{-2}$)一般由最多带有 3 个可育一级分蘖的植株组成,最高总茎数可达 900 m^{-2} 。宽行单株种植可以产生多得多的分蘖,包括二级分蘖和更高级别的分蘖(Hay 和 Kirby,1991)。一级分蘖从主茎低位叶的叶腋中长出,第一叶叶腋中一级分蘖的出现与主茎第四叶叶尖的出现是同步的。随后的一级分蘖以一个叶片出生间隔期的时间间隔出现。

虽然大多数小麦植株可以产生 3 个以上的可见分蘖,但当主茎顶端发育至末端小穗形成期时(即伸长的茎之间开始激烈竞争养料),分蘖开始以与其发育顺序相反的次序死亡,最多留下 3 个分蘖可以发育为成熟的穗(Hay,1986;Thorne 和 Wood,1988)。Davidson 和 Chevalier