

# 高级作物生理学

Gaoji Zuowu Shenglixue

王建林 关法春 ◎主编



中国农业大学出版社

ZHONGGUONONGYEDAXUE CHUBANSHE

# 高级作物生理学

王建林 关法春 主编

中国农业大学出版社  
· 北京 ·

## 内 容 提 要

高级作物生理学是一门研究作物生命规律及其调控的综合学科。本书全面总结了当前作物生理学的进展,内容涉及作物种子生理、作物的光合作用、作物的水分生理、作物的营养生理、作物的生长发育规律、作物产量形成生理、作物群体生理与群体结构及其调控、作物的生殖与衰老生理、作物的逆境生理、作物生理实验方法等内容。

本书内容详实,理论性强,主要作为作物学、园艺学、生物学及相关领域的研究生教材,同时也可作为综合性大学、高等师范院校、高等农林院校作物学、园艺学、生物学及相关学科的教师、研究生、本科生以及研究机构的研究人员和教学人员的重要参考书。

## 图书在版编目(CIP)数据

高级作物生理学/王建林,关法春主编. —北京:中国农业大学出版社,2012.11  
ISBN 978-7-5655-0614-7

I. ①高… II. ①王…②关… III. ①作物-植物生理学-研究生-教材 IV. ①S311

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2012)第 246705 号

书 名 高级作物生理学

作 者 王建林 关法春 主编

责任编辑 张蕊 张玉

责任校对 陈莹 王晓凤

封面设计 郑川

出版发行 中国农业大学出版社

社 址 北京市海淀区圆明园西路 2 号

邮 政 编 码 100193

电 话 发行部 010-62818525,8625

读 者 服 务 部 010-62732336

编 辑 部 010-62732617,2618

出 版 部 010-62733440

网 址 <http://www.cau.edu.cn/caup>

e-mail cbsszs@cau.edu.cn

经 销 新华书店

印 刷 涿州市星河印刷有限公司

版 次 2013 年 3 月第 1 版 2013 年 3 月第 1 次印刷

规 格 787×1 092 16 开本 28.75 印张 710 千字

定 价 48.00 元

图书如有质量问题本社发行部负责调换

# 编 委 会

主 编 王建林(西藏农牧学院)

关法春(西藏农牧学院)

编写人员 (按姓氏笔画排列)

马红媛(中国科学院东北地理与农业生态所)

王建林(西藏农牧学院)

王忠红(西藏农牧学院)

王明明(中国科学院东北地理与农业生态所)

许 龙(佳木斯大学)

关法春(西藏农牧学院)

吴玉德(佳木斯大学)

张 静(西藏农牧学院)

洪 瑞(东北农业大学)

康立功(东北农业大学)

蔡翠萍(西藏农牧学院)

# 前　　言

作物栽培学与耕作学是研究作物生长发育规律及其与外界环境的关系,探讨作物高产、优质、高效的理论和措施,研究农作物的合理种植制度,创造优良农业生态环境的技术科学,是农业科学中重要的主干专业之一。根据作物栽培与耕作学专业的培养计划,研究生的培养目标主要集中在三个方面:一是综合素质的培养与提高;二是在基础、应用基础理论和专业知识方面的提高和加强;三是在导师指导下系统、深入地进行科研工作,并围绕一个专题完成一篇完整的学位论文,使其毕业后能从事教学、科研和推广工作,这些目标的实现很大程度上依赖研究生科研素质的培养和教材建设。

近年来,随着作物生产迅速发展和产业的不断升级,促进了作物栽培与耕作学专业高等教育的跨越式发展,特别是各高等农业院校研究生招生规模不断扩大,研究领域不断拓宽,研究深度不断加强,应用基础研究日益深入,对研究生教材的需求也日益迫切,与研究生的招生规模相比,教材的建设工作相对滞后。目前,各高等农业院校基本都是根据各自学校的具体情况编写讲义并进行讲授,各校的课程结构、体系和内容差别很大,尚未见到系统完整的《高级作物生理学》教材正式出版发行。因此,编写一本有利于提高研究生教学质量的《高级作物生理学》教材显得十分重要。为此,我们承担了西藏农牧学院“211工程”作物栽培学与耕作学专业研究型课程的教材建设工作,试图编写出一部适合研究生教学的《高级作物生理学》教材。

但是,由于各校没有统一的标准和要求,基本是任课教师根据各自的情况掌握,再加之目前《高级作物生理学》还没有现成的教科书和参考书可以借鉴和参考,给《高级作物生理学》编写带来一定困难。为此,我们在借鉴已出版的《高级植物生理学》、《作物生理》等教材与专著的同时,参考近年来许多学者在作物生理方面的研究成果,并结合编者所从事的研究工作,编写了这本《高级作物生理学》教材,但是这本《高级作物生理学》能否适合高等农业院校作物栽培学与耕作学专业教学还有待进一步检验。我们之所以将这本教材付印,就是想通过这本书的出版能起到抛砖引玉的作用,期待有更好的此类研究生教材出版发行,以推动研究生教材的建设和发展。

为了编好这部教材,编委会根据目前各校研究生教学现状和教学大纲,认真讨论了编写提纲,并结合各参编者的科研方向和研究特色进行了分工。绪言由王建林编写;第一章作物种子生理由王建林、马红媛、王忠红编写;第二章作物的光合作用由洪瑞编写;第三章作物的水分生理由王明明、许龙编写;第四章作物的营养生理由张静编写;第五章作物的生长发育规律由康立功编写;第六章作物产量形成生理由吴玉德编写;第七章作物群体生理与群体结构及其调控由关法春、蔡翠萍编写;第八章作物的生殖与衰老生理由王建林、王忠红编写;第九章作物的逆境生理由关法春编写;第十章作物生理实验方法由王忠红编写。初稿完成后,参编人员对各章节进行了认真的讨论,最后由主编对全书进行了认真的修改、定稿。

本教材在编写过程中曾得到西藏农牧学院各级领导的关心和支持,各参编单位的领导也

对本书的编写给予了很多关心和支持。在教材编写过程中,引用了不少作者的研究成果,对于引用的个别文献没有标明出处,我们在此一并表示感谢。

本教材主要作为从事作物栽培学与耕作学专业及相关专业的研究生教材,同时也可作为综合性大学、高等师范院校、高等农林院校植物生理学、生物化学、分子生物学及其相关专业的教师、研究生、本科生以及研究机构的研究人员和教学人员的重要参考书。

由于我们的水平有限,加之编写时间仓促,错误和不足之处在所难免,请各位读者批评指正,多提宝贵意见。

**编 者**

2012年6月

# 目 录

绪论.....	1
一、学科概述和发展简史 .....	1
二、学科研究现状与进展 .....	4
三、学科发展展望与对策.....	16
<b>第一章 作物种子生理 .....</b>	<b>19</b>
<b>第一节 作物种子的寿命 .....</b>	<b>19</b>
一、作物种子寿命.....	19
二、影响种子寿命的因素.....	20
三、种子寿命的预测.....	23
<b>第二节 作物种子的萌发 .....</b>	<b>24</b>
一、种子的萌发过程.....	24
二、种子萌发过程中的生理生化变化.....	27
三、种子萌发过程与环境之间的关系.....	32
<b>第三节 作物种子的休眠 .....</b>	<b>35</b>
一、种子休眠的概念和意义.....	36
二、种子休眠的原因.....	37
三、种子休眠的机制.....	43
四、不同作物的休眠特性.....	46
五、种子休眠基因的分子水平研究.....	50
<b>第四节 种子处理 .....</b>	<b>52</b>
一、种子处理的特点.....	52
二、种子处理的方法.....	52
<b>第二章 作物的光合作用 .....</b>	<b>60</b>
<b>第一节 作物的光合机理 .....</b>	<b>60</b>
一、原初反应.....	60
二、光合电子传递和光合磷酸化.....	62
三、CO <sub>2</sub> 同化 .....	66
四、光呼吸.....	71
五、光合作用的产物.....	76
<b>第二节 作物的光合特性 .....</b>	<b>78</b>
一、单叶光合特性.....	78
二、群体光合特性.....	79
三、影响光合作用的因素.....	81

第三节 作物光合“午休”现象的气孔限制与非气孔限制 .....	89
第四节 作物的光抑制现象及其防御机制 .....	92
一、光抑制现象 .....	92
二、光抑制破坏的防御机制 .....	94
第五节 光合作用的分子机理 .....	96
一、叶绿素荧光动力学在作物光合作用及相关生理性状研究方面的应用 .....	96
二、QTL 定位技术在作物光合作用及相关生理性状研究方面的应用 .....	97
<b>第三章 作物的水分生理 .....</b>	<b>102</b>
第一节 植株体内水分状况及其生理作用 .....	103
一、植株体内水分状况 .....	103
二、植株体内水分状况表示方法 .....	103
三、水分的生理作用 .....	105
第二节 作物的水分代谢 .....	106
一、作物对水分的吸收 .....	106
二、作物的蒸腾作用 .....	111
第三节 水分逆境生理 .....	111
一、干旱胁迫对作物生长发育的影响 .....	112
二、干旱胁迫对作物的生理和分子效应 .....	114
第四节 水分利用效率指标 .....	117
一、水分利用效率 .....	117
二、影响水分利用率的环境因素 .....	118
三、影响水分利用率的作物体内部因素 .....	120
四、提高水分利用率的途径及措施 .....	120
第五节 合理灌溉的生理基础 .....	121
一、作物的需水规律 .....	121
二、作物的合理灌溉 .....	123
三、作物灌溉方法 .....	124
四、作物节水灌溉 .....	125
<b>第四章 作物的营养生理 .....</b>	<b>127</b>
第一节 矿质营养的主要生理功能 .....	127
一、氮的主要生理功能 .....	127
二、磷的主要生理功能 .....	128
三、钾的主要生理功能 .....	134
四、钙的主要生理功能 .....	139
五、镁的主要生理功能 .....	142
六、硫的主要生理功能 .....	145
七、铁的主要生理功能 .....	146
八、硼的主要生理功能 .....	148
九、锰的主要生理功能 .....	151

十、锌的主要生理功能 .....	153
十一、铜的主要生理功能 .....	156
十二、钼的主要生理功能 .....	158
十三、氯的主要生理功能 .....	160
十四、镍的主要生理功能 .....	161
第二节 土壤中的营养元素.....	164
一、土壤矿质土粒风化所释放的养分 .....	164
二、有机物质分解释放的养分 .....	164
三、土壤微生物的固氮作用 .....	164
四、大气降水 .....	164
五、施肥 .....	165
第三节 矿质营养吸收与利用.....	167
一、氮的吸收与利用 .....	167
二、磷的吸收与利用 .....	174
三、钾的吸收与利用 .....	175
四、铁的吸收与利用 .....	175
五、其他矿质元素的吸收与利用 .....	176
第四节 生理障碍及营养诊断.....	177
一、氮的生理障碍及营养诊断 .....	177
二、磷的生理障碍及营养诊断 .....	178
三、钾的生理障碍及营养诊断 .....	179
四、钙的生理障碍及营养诊断 .....	179
五、镁的生理障碍及营养诊断 .....	180
六、硫的生理障碍及营养诊断 .....	181
七、铁的生理障碍及营养诊断 .....	181
八、硼的生理障碍及营养诊断 .....	182
九、锰的生理障碍及营养诊断 .....	182
十、铜的生理障碍及营养诊断 .....	182
十一、锌的生理障碍及营养诊断 .....	183
十二、钼的生理障碍及营养诊断 .....	183
十三、氯的生理障碍及营养诊断 .....	184
十四、镍的生理障碍及营养诊断 .....	185
第五节 作物不同基因型吸收矿质营养的差异.....	186
一、氮营养的基因型差异 .....	186
二、磷营养的基因型差异 .....	187
三、钾营养的基因型差异 .....	188
四、钙营养的基因型差异 .....	188
五、铁营养的基因型差异 .....	188
六、硼营养的基因型差异 .....	189

七、锌营养的基因型差异 .....	189
第六节 合理施肥的生理基础 .....	190
一、主要作物的需肥规律 .....	190
二、合理施肥的指标和方法 .....	192
<b>第五章 作物的生长发育规律 .....</b>	<b>195</b>
第一节 作物的生长发育过程及其调控 .....	195
一、作物生长与发育的概念及关系 .....	195
二、作物生长的一般进程 .....	196
三、作物的器官建成及其影响因素 .....	197
四、作物生长的一些相关性 .....	203
五、作物生长发育的调控 .....	206
第二节 作物器官间的关系、分化与调控 .....	206
一、作物器官间生长发育关系及应用 .....	206
二、作物的分化及其调控 .....	208
第三节 环境条件对作物生长发育的影响 .....	208
一、温度对作物生长发育的影响 .....	208
二、光照对作物生长发育的影响 .....	215
三、水肥对作物生长发育的调控作用 .....	217
四、作物生长调节剂及其对作物生长发育的调控作用 .....	220
<b>第六章 作物产量形成生理 .....</b>	<b>230</b>
第一节 作物产量及其构成 .....	230
一、生物学产量和经济产量 .....	230
二、个体产量和群体产量 .....	233
三、产量构成的一般特征 .....	234
三、作物产量构成的因素 .....	243
第二节 不同作物产量构成特性 .....	247
一、麦类作物的产量构成 .....	247
二、水稻的产量构成 .....	252
三、蜀黍类作物的产量构成 .....	258
四、豆类作物的产量构成 .....	266
五、油菜的产量构成 .....	269
第三节 源与库的关系与产量形成 .....	273
一、源与库的概念 .....	273
二、源与库的形成和转化 .....	276
三、源与库的关系 .....	277
四、源库理论与作物产量形成 .....	278
<b>第七章 作物群体生理与群体结构及其调控 .....</b>	<b>285</b>
第一节 作物的群体构成 .....	285
一、作物群体的概念 .....	285

二、群体结构及其形成 .....	286
三、作物群体结构的主要类型 .....	288
第二节 群体结构与光能利用率 .....	289
一、群体结构对光能的利用规律 .....	289
二、群体光合作用 .....	292
三、群体光合生产效率 .....	295
四、提高群体光能利用率的途径 .....	298
第三节 作物群体结构的调控 .....	300
一、合理群体结构的调控原则和理论依据 .....	300
二、合理群体结构的自动调节 .....	300
三、合理群体结构的人工调节 .....	301
<b>第八章 作物的生殖与衰老生理 .....</b>	<b>303</b>
第一节 开花生理 .....	303
一、花分生组织和花器官的发育与控制 .....	303
二、茎尖和发育时期变化 .....	307
三、近似昼夜节律 .....	308
四、光周期现象 .....	311
五、春化作用 .....	316
六、与开花有关的生物化学信号过程 .....	319
第二节 受精生理 .....	323
一、花粉与柱头生理 .....	323
二、授粉与受精的分子机理 .....	327
第三节 种子的发育和成熟 .....	331
一、种子发育的概念及其变化 .....	331
二、主要作物种子的形成和发育 .....	336
三、种子发育的基因控制 .....	340
四、外界条件对种子成分及成熟过程的影响 .....	341
第四节 作物的衰老 .....	342
一、作物衰老 .....	342
二、作物衰老的机理与影响因素 .....	346
第五节 作物器官的脱落 .....	348
一、脱落的机理 .....	349
二、脱落的环境信号 .....	350
三、影响脱落的环境因素和调控途径 .....	351
<b>第九章 作物的逆境生理 .....</b>	<b>352</b>
第一节 概述 .....	352
一、作物逆境及其影响 .....	352
二、作物抗逆性 .....	353

第二节 作物抗寒生理	354
一、冻害生理	354
二、冷害生理	358
第三节 作物抗高温生理	362
一、高温对作物的伤害	363
二、作物对高温胁迫的反应	363
三、作物对高温胁迫的响应	365
四、作物抗高温的途径及高温适应机理	367
五、防止高温伤害作物的对策	369
第四节 作物抗盐生理	370
一、盐碱胁迫对作物的影响	370
二、作物耐盐碱的生理生化机制	374
三、作物耐盐的分子基础	376
四、盐胁迫的鉴定指标与阈值	378
<b>第十章 作物生理实验方法</b>	<b>380</b>
第一节 水分生理实验	380
一、作物组织渗透势的测定:质壁分离法	380
二、作物组织水势的测定	381
第二节 营养代谢	384
一、硝酸还原酶活性测定	384
二、作物植株中硝态氮的测定	385
三、作物植株中磷素的测定:钼蓝法	387
四、作物组织中的总铁含量测定:邻二氮菲(菲绕啉)法	388
五、作物组织中铜的测定	389
六、根系活力测定:TTC 法	390
第三节 生殖生理	391
一、种子活力测定	391
二、花粉生活力测定	394
第四节 光合作用和呼吸作用	395
一、叶面积测定	395
二、叶绿素含量测定	396
三、光合强度测定:简易法	401
四、作物组织中 ATP 酶活性测定	402
五、RuBP 羧化酶与 PEP 羧化酶的活性测定	404
第五节 作物品质分析	407
一、油菜含油量:残余法	407
二、蛋白质含量	409
三、谷物种子赖氨酸含量:茚三酮显色法	411
四、作物组织中游离氨基酸的测定	413

---

第六节 作物抗逆生理分析.....	414
一、渗透调节物质 .....	414
二、细胞膜透性指标 .....	419
三、酶类 .....	422
参考文献.....	428

# 绪 论

## 一、学科概述和发展简史

### (一) 高级作物生理学的范围及任务

高级作物生理学不同于植物生理学,也异于作物栽培学,它是植物生理学与作物栽培学有机结合的一门交叉学科或边缘学科,着重于研究作物产量形成过程中的相关生理问题,如栽培条件下的种子发芽、萌发,器官分化及生长发育,壮苗生理等;产品器官形成生理及基因调控;合理灌溉和施肥、植株调整等相关生理问题。它是连接植物生理学与作物栽培学的桥梁,是作物栽培学在理论上的深入与提高,是植物生理学向实际应用的延伸,以及相关内容的扩展。如植物环境生理学(environmental plant physiology)、植物生态生理学(ecophysiology)、植物生理生态学(physiological plant ecology)、作物生理学(crop physiology)以及高级作物生理学等,都是植物生理学与相关学科的交叉和延伸与扩展。

植物生理学、作物栽培学和高级作物生理学既相互联系,又彼此独立。植物生理学是作物栽培学的基础,重点研究植物生命活动规律,是揭示生命现象本质的科学,主要包括:①生长发育与形态建成,生长发育(growth and development)是生命活动的外在表现,是细胞数目、体积的增加和新器官的不断出现,即形态建成(morphogenesis),是从种子萌发,根、茎、叶的形成和生长,直到开花结实和植株死亡的全过程,如春花、秋实,以及春发、夏长、秋收、冬藏等;②物质与能量代谢(metabolism),如水分、光合、矿质、呼吸、运输及产物分配生理等;③信息传递(message transportation)与信号转导(signal transduction),当作物某一器官感受了某些物理信号(physical signal,如电信号或水力学信号)和化学信号(chemical signal,如ABA、CTK、壳梭孢菌素、水杨酸、花生四烯酸、茉莉酸、茉莉酸甲酯、多胺类物质及乙酰胆碱等)就会在细胞间或器官间进行传递,引起器官和植株的反应;信号转导则是指细胞内外的信号,通过细胞信号转导系统转变为植物生理反应的过程。

作物栽培学是以生物科学理论为基础,以应用技术为手段,以作物为研究对象。以探索其生长发育规律为重要内容,了解并掌握土壤、气象条件变化规律及其控制原理,利用现代的生物科学理论与先进的管理技术来协调作物、土壤、气象三者的关系,努力创造适宜作物生长的环境条件,以获得高产、无污染的优质产品,并以高效益为最终目的。作物栽培学的内容涉及作物的起源、分类、分布、生物学特性、生产合理布局,栽培制度、茬口安排,立体种植,以及高产优质的栽培技术等。

高级作物生理学重点研究作物产量形成过程中的生理现象,如个体和群体条件下的水分、营养、光合生理,生长发育及其调控生理,种子发芽及壮苗生理,产品器官形成生理及基因调

控,品质形成生理、作物群体生理及其调控等,是作物生产经验在理论上深化、总结和提高,又反过来从理论上去指导作物生产实践。高级作物生理学是以生长发育生理及其调控为主线,以产品器官形成生理及其调控为核心,以优质高产为重点,并融入当前分子生物学的最新进展,阐述产品器官形成及各生理过程的基因表达及其调控,以适应当前生物学日新月异发展的需要。

需要指出的是,作为一门交叉学科或边缘学科,在高级作物生理学的基础上发展起来的高级作物生理学必须和现代学科门类紧密结合,如分子生物学、生物化学等,特别是生长发育、代谢生理、产品器官形成过程中的基因调控都离不开生物化学和分子生物学等方面的内容。特别是涉及生物大分子(蛋白质、酶及核酸等)结构与功能,DNA复制、转录、翻译及其调节,以及蛋白及酶结构与功能等。分子生物学技术在高级作物生理上的应用,可以拓宽和加深高级作物生理的研究内容和深度。高级作物生理学作为一门独立的学科有其两面性,一方面阐述作物高产中的生理问题;另一方面又可为高级作物生理育种服务,如高效育种、抗逆育种、优质育种等。特别是随着功能基因组和蛋白质组学时代的来临,高级作物生理学的研究有助于揭示基因的功能,阐明农艺性状形成过程相关基因的联系与互作关系,为作物的遗传改良及定向培育提供依据。

## (二) 高级作物生理学的发展历史

### 1. 高级作物生理学的发展历史

高级作物生理学是随着植物生理学和作物栽培学的发展而逐步建立起来的,中国作为世界上的四大文明古国之一,农业和农学的发生与发展源远流长,从刀耕火种时代到目前较现代的农业经历了漫长的岁月。中国浩如烟海的古农书以及有关古代天文、物候、历法、测量以及文史等文献中的一些内容,便是古代劳动人民生产实践的记载,其中已出现植物生理学的萌芽,如中国古代最早的农书《汜胜之书》中记述了兽骨熬汤浸种,或加粪调糊拌种的种子处理技术,体现了促根、壮秧的植物生理学知识。又有“余悉滔去”之术,可增加果实产量,“受一石者,得收十石”,说明当时已有增库强源,协调植株源库关系,促进产品器官形成的植物生理学知识。中国最早、最完整的古农书,贾思勰的《齐民要术》中记载了不少作物栽培中植物生理学的问题。

16世纪以来,随着数学、化学、植物学等自然科学的发展,有力地推动了农学由经验推论向源于经验的实验阶段的过渡。特别是16~17世纪土壤营养的试验,成为植物生理学的开端,也是农学从经验记录水平上升到科学试验阶段,德国化学家李比希(Von Liebig J,1840)的经典著作《有机化学在农业和生理学上的应用》出版,标志着生理学的开端,推动了植物生理学的发展。好多生理现象是以作物为研究对象而发现的,如通过大豆试验发现了发育生理的重要问题——光周期(Gerner W W 等,1920);温特(Went,1940)利用人工气候室对番茄、马铃薯、豌豆等作物进行大量的试验,发现了与生长发育、产品器官形成、有机物质运转与积累密切相关的温周期。而二年生作物的阶段发育理论中的低温春化与先期抽薹就是汤姆生(Thompson H C 等,1927)发现的。

1905年德国学者 F F Blackman 提出“限制因子定律”,至今仍是作物产量分析的基本定律。1915年英国学者 Balls 最早运用限制因子定律来解释棉花产量形成及其与环境的关系。作物产量生理学研究由此开始。Gregory(1917)和 Blackman V H(1919)创立了植物生长分

析法。Fisher(1920)将生长分析法总结为公式:植物生长率=叶面积×同化率。Watson(1947—1952)提出了“叶面积指数”的概念,并对净同化率重新定义,著有《植物生长分析》,对以后作物的生长发育研究起到重要的推动作用。

20世纪50年代日本学者门司和佐伯研究了群体光分布与叶面积的关系,导出了著名的群体消光定律: $I = I_0 e^{-KF}$ ,并提出了群体物质生产概念,使传统的生长分析发展为物质生产观点上的生长分析,也从此开始了光合作用的计算机模拟工作。叶层配置和叶角重新受到研究者重视。

20世纪50年代Calvin M(1950)利用“C示踪和纸上层析”两种技术,揭示了光合作用中CO<sub>2</sub>的同化历程,提出了著名的“光合碳循环”(calvin cycle,即C<sub>3</sub>途径)。20世纪60年代后又陆续发现了植物光合作用的C<sub>4</sub>途径、CAM和光呼吸作用。1957年,Fujiwara和Suzuki进行了小麦旗叶<sup>14</sup>C标记研究物质运输与分配规律。据此,提出并建立了“源—库”关系的概念,发现了光合同化物分配受源、库代谢活性的控制。同时,日本学者在20世纪50年代还研制出CO<sub>2</sub>分析仪,并开始在大田条件下研究作物个体和群体的光合作用,有力地推动了光合作用的研究。1962年,van Dobben首先发表了生物产量、经济学产量和收获指数等观点,并研究了它们之间的相互关系。

20世纪60年代初,日本学者角田提出了株形的概念;1968年,Donald提出了著名的“理想型”概念,并倡议开展理想的株形育种,育种学者努力培育紧凑型的植物株形,对提高植物的群体光合作用起到了重要作用。

在高级作物生理研究的进程中,日本、美国等先后出版了较有影响的作物生理学专著,例如日本学者山田登等编著的《作物的生理生态》(1957)、田口亮平的《作物生理学》(1958)、佐藤庚等编著的《作物的生态生理》(1984),美国学者Gardnent F P, Mitchel R L编写的《作物生理学》(physiology of crop plants)(1985),Hay R K M和Walker A J编写的《作物产量生理学导论》(an introduction to the physiology of crop yield)(1989),影响较大。值得一提的是,著名高级作物生理学家Evans 1975年编写出版的《作物生理学》,特别注重理论联系实际,对于指导作物生产具有重要的作用。另外,《作物生理学》(physiology of crop yield)也有较大的影响。

## 2. 我国高级作物生理学的发展简况

20世纪上半叶,我国作物学家和植物生理学家已开展了高级作物生理学方面的探索性研究。1949年新中国成立以后,大批植物生理学家与农业生产结合,发展了具有中国特色的高级作物生理学科——作物栽培生理(郑广华,1964)。20世纪50年代,系统总结了各地劳模看苗诊断进行肥水管理的高产经验,探讨了叶色变化与碳、氮代谢的关系;将作物一生划分为若干生育阶段和生育时期,研究了不同阶段、不同时期生育特性和形态特征。20世纪60年代,广泛开展了群体生理研究,提出合理群体动态结构概念,分析了作物与环境、个体与群体的辩证关系,揭示了群体自动调节规律,提出了高产群体结构特征和合理密植原则。围绕产量形成过程,研究了产量构成因素与器官建成的关系、器官同伸规律及其调节控制原理。20世纪70年代,从提高作物光能利用率出发,进一步开展了作物光合性能、物质生产与分配研究;在对作物需肥、需水规律和肥水效应研究基础上,提出作物肥水促控原则与指标;组织全国力量,系统研究了主要作物温光反应特性;针对各地作物生产中的问题开展了逆境生理与抗逆增产途径

研究。20世纪80年代,作物高产机制与高产途径研究深入发展,总结出稻麦高产几条基本生物学规律,高产途径从以扩大群体规模为主转向优化群体、强化个体;研究了主要作物群体光合特征;开展了作物源库关系研究,特别是对水稻品种源库类型划分及小麦品种源库生态型的研究,为分区因种栽培提供了新的理论依据;在多种作物上建立了叶龄模式;出版了多种作物的栽培生理著作。20世纪90年代以来,围绕高产、优质、高效目标,高级作物生理学研究向深度和广度发展,在高光效生理、产品器官形成与退化机理、水肥高效利用生理、超高产株形与栽培生理、品质形成生理、激素调节与化控生理、根冠关系、抗逆生理、生长模拟、群体质量与源库系统结构、功能优化协调机理等多方面研究取得重要进展。

### (三) 高级作物生理学与其他学科的关系

高级作物生理学是植物生理学与作物栽培学交叉形成的一门分支学科,它与植物生理学、作物栽培学的关系最为密切,以作物植物为对象,研究它们在产量形成过程中的光合作用、水分代谢、矿质营养生理、生长发育及分化、物质的运输与分配、各生理过程中的基因表达及调控等方面的基本规律,研究产品器官的发生和建成的生理机制。

作物植物各器官的建成和生命周期中发生的各个生理过程都建立在细胞活动的基础上,因此,《高级作物生理学》在探讨各种生理功能时必然离不开细胞生物学、植物形态学、植物解剖学和植物生物化学;作物的种类繁多,它们的分类地位、生态类型和栽培条件各不相同,因此,对温、光、水、肥、气和土等环境条件的要求和反应也会有一定的差异。所以,高级作物生理学与植物分类学、植物生态学、气象学、物候学、土壤学、耕作学、肥料学都有密切的关系。同时,高级作物生理学也离不开作物栽培学条件的支撑。

作物在栽培条件下常遭遇真菌、细菌、病毒、线虫和昆虫的危害,高级作物生理学也离不开植物病理学和植物昆虫学。

目前,分子生物学已深入到生物科学的各个领域,《高级作物生理学》的深入研究还必须借助于现代的精密仪器和尖端技术,如气相色谱分析仪、液相色谱分析、质谱仪、层析仪、电泳、放射性同位素示踪和自显影、电子显微镜、胶体金免疫电镜定位技术、离心技术、激光共聚焦扫描显微镜和荧光染料示踪技术、核酸和蛋白质的提取、纯化技术、分子杂交技术、各种分子标记技术等先进的研究手段,从分子水平上揭示作物内在的生理机制。

## 二、学科研究现状与进展

### (一) 高级作物生理学科发展现状及动态

#### 1. 作物产量分析与高产途径

作物产量生理学的理论研究为第一次绿色革命的孕育和兴起发挥了重要促进作用。20世纪20年代,提出了作物产量分析的基本概念框架,后经不断深化发展,形成了产量分析的三个基本范式,即基于发育生理的产量构成因素分析、基于光合与干物质积累的生长分析、基于物质分配的源库关系分析,这三种分析模式一直成为作物产量研究的基本模式,并为作物高产途径的探索提供了重要理论指导。

(1) 产量构成因素分析理论 1923年,Engledow和Wadham通过对小麦和大麦的研究,