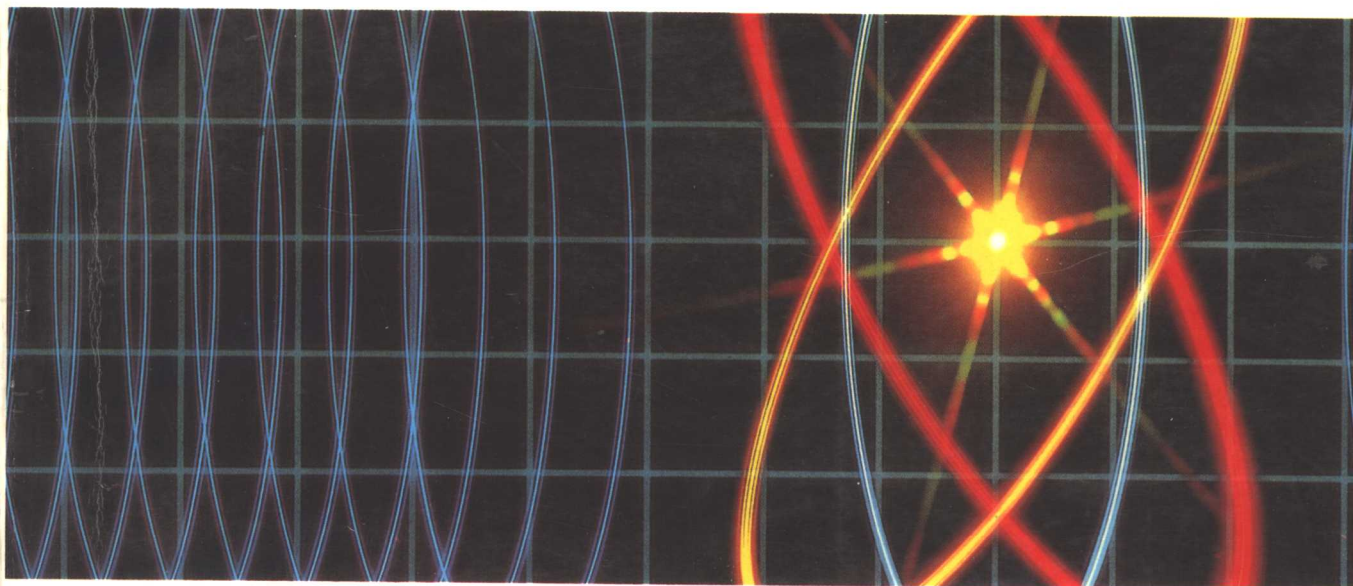


CCP



攀登丛书



作物高产高效 生理学研究进展

《农作物高产高效抗逆生理基础研究》文集
(1994)

● 邹琦 王学臣 主编

● 科学出版社

内 容 简 介

本书是“《农作物高产高效抗逆生理基础研究》文集”之一,是国家八五期间基础性关键重大项目——国家攀登计划“主要农作物高产高效抗逆生理基础研究”项目开题报告的汇编,主要综述了国内外对农作物高产高效生理学研究的主要进展。全书主要包括:光合作用与作物的高产高效;作物产量形成过程中植物体内的物质运输,信息传递及其调控机制;农作物抗旱生理学的主要研究进展;农作物对肥、水高效利用的研究成果;计算机在农业上的应用前景。

本书可供农学、土壤农业化学和植物生理学等方面的科技人员及有关大专院校师生参考。

作物高产高效生理学研究进展

《农作物高产高效抗逆生理基础研究》文集

(1994)

邹琦 王学臣 主编

责任编辑:梁淑文 吴铁双

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

新蕾印刷厂 印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1996年11月第一版 开本:787×1092 1/16

1996年11月第一次印刷 印张:201/8

印数:1 1000 字数:490000

ISBN 7-03-004265-4/S.135

定价:39.80元

《农作物高产高效抗逆生理基础研究》
编辑委员会

主 任：姜成后

副主任：王天铎 王学臣 邹 琦

委 员：（按姓氏笔画排列）

山 仑	毛达如	王树安
许春晖	沈允钢	苏宝林
李韵珠	费开伟	赵松岭
胡荣海	黄金龙	

序

我国以农立国历时几千年,农业在世界上曾长期居领先地位。以自给自足的小农经济为基础,开发当地的自然资源,靠人力、畜力、精耕细作,粮食亩产可高达数百斤,可说是长期积累生产经验的结晶。然而近百年来,在工业先进的欧美国家,农业生产却出现了后来居上的大跃进。它们以商品经济为主导,靠工业产品来武装农业作业,同时为农业提供丰富的营养元素,产品经过加工,运销市场,做到全面革新。田间粮食亩产提高了将近十倍,而投入田间的劳动力却只有以前的几十分之一,可说是科学技术给农业带来的硕果。第二次世界大战平息后,全世界农业出现了三种不同的局面:一是欧美工业先进国家尽管农业的产值和从业人数都远远低于工业却还有大量过剩的农产品向歉收国家倾销,用以保持政治优势。二是亚洲人口密集大国,粮食不足自给(如中国、印度),偶尔需要进口。三是非洲粮食生产落后地区,又都是很少有工业产品可以换外汇的国家,人民处在饥饿线边缘,依靠富裕国家供给。正因为如此,美国的农业发展着眼于作物与产品的多样化,用来配合工业,粮食生产上只求维持现状。

我国农业收成丰歉,举足轻重。我国人口还在逐年增加,耕地却在继续减少。提高单位面积产量依然是今后奋斗的目标。解放后,农业生产受到高度重视与多方支持。几十年来,粮食亩产持续增长。最近几年,在人多地少,灾害频繁的条件下,解决多数人能够温饱问题,已举世瞩目。获得这样的高产,显然是由于采纳与发扬了中外农业生产技术所长。但是,田间作业仍然盲目地延续传统农业中对农业生产不利的做法,例如过多花费劳动和过量施用农药、化肥等。生产效率与产值偏低,经济上常常得不偿失。

大田农业是一个开放系统,在多变的环境中进行生产,它和工业不同,农业能够广泛地利用生物、日光、大气、水分、土地等不断变化的资源。善于利用与改造这些资源,田间生产可以持续繁荣;措施不当,就会导致资源与生产的衰退。我国地大物博,农业资源丰富,可是自然灾害较多,尤其是降水量南北东西分布不匀,而且年幅度变异较大,一年中也多是集中在几个月甚至几天。北方农区十年九旱,却又有短期淹涝,未雨绸缪,经常需要警惕与防范。大田生产占地面积广,周期长,风险大,收获不稳定而操作繁重。小农经济只顾自家的经营,照顾不到全区农业资源的维护与合理利用。地下水源,由于过度汲取,濒于枯竭;很多地区水土流失与污染严重,耕地盐碱与沙化严重,接近废弃,不仅为大田增产带来困难,而且连原来的产量也难维持。这些弊病在农村经济振兴,乡镇企业发达之后,越发明显地暴露出来。青壮劳力离开农田,转向工商业。城郊耕地缺乏干练劳力操作,竟出现撂荒与燎原的情况。大田生产如何由传统的栽培耕作制度转向生产效率较高的现代化革新,已刻不容缓,势在必行。现代农业进入商品经营,就不能不考虑经济效益,必须精打细算,才能立足竞争的市场。

田间生产最大的消耗是水分,有收无收在于水,我国一向把兴修水利放在首位。开源固然最为重要,可是大田作物栽培中,时常遇到的却不是毁灭性的干旱,而是在耕地水分供应有限,必须在节约使用的条件下,依靠作物自身的抗旱性能,才能保持产量不下降的问题。

作物在不同场合受到这样或那样的限制而遭到损失,作物的产量终究是通过其生理过程来获得的。单从作物产量来考虑,各种外界因素必须对其生理过程施加影响,才能发挥作用。回顾近期国内外农业现代化的过程,作物生理的基础研究确实作出了重要的贡献,它首先判明了作物从环境中吸取的物质究竟是什么,各自的需要量多少,在作物生活与生产中发挥什么作用。这就确定了水肥的合理使用,并且为‘化学施肥’、‘无土栽培’奠定了基础。灌溉与施肥(无机与有机肥料、常量与微量元素)的适当配合使用,不仅可提高作物产量而且可改善品质。生理研究进而了解到作物生产所需的能量来自普照的阳光,在水肥的适当供应下,增加种植的密度,可以更充分地利用天时,增加光能利用的绿叶面积,从而提高了产量。如果能提高叶片自身的光合生产率,则更为得计。

太阳辐射不仅供应生命所需的原动力,而且季节性与年度变化也影响气候的冷暖、水分的循环、大气的流动,这些都是影响作物光能利用率的因素。阳光并不都是对作物光合作用有利的,过强的光照,会“引火烧身”(如水分消失、午睡、光抑制等)。实际上,田间作物的产量并不完全决定于营养体的同化本领,它往往受到对作物营养代谢与生长发育不利的环境条件变化,(统称逆境)的限制。过于严峻逆境的突然来临使作物毁灭,自不必说。近来发现,田间作物生产中,土壤水分偏多或偏少、盐碱量偏高,以及短期遇到寒流或热浪的袭击,病虫害的侵犯等逆境胁迫若不致命,会诱导作物产生抵抗逆境的反应(如热击蛋白等的产生)。作物苗期受到逆境的锻炼,往往可以在成后期,经受得起轻度逆境胁迫,减少损失。植物局部感受到逆境胁迫会导致周身发生对抗的反应,而早期的逆境处理获得的抗性可以延续到后期。

现代的生“理”研究,一方面从细胞与分子水平入手,钻研植物体内物质与能量转变的机理,试图揭示其制造有机物的奥秘,摆脱人类完全“寄生”于植物的局面。另一方面着眼于植物的个体发育、形态的建成、整体的行为和对环境变化的适应关系。植物的营养代谢、生长发育过程虽然有共同的表现,可是随植物的种类又各有差异。种瓜得瓜,种豆得豆。显然,各种植物的生理变化要服从于该物种遗传信息的指令。个体发育既是生物的系统发育的继承与延续,又需要在一定的环境条件下才能顺利进行。遗传信息的表达经常取决于外界条件是否适宜并且依赖来自环境信息的启发。植物个体发育的进程、生殖体与繁殖器的出现时常依赖于光周期的长短和持续时间以及温度条件是否适当。粮食作物的产量固然要来源于它的营养体(根、茎、叶)同化功能所积累的物质,可是其产量却只是它的生殖体(花、果、实)部分。因此,作物的粮食产量还决定于营养体向生殖体转变的早晚以及同化物质在两者间分配的程度。

此外,植物感受环境变化时常限于其敏感部位,而其效应却传递到周身,显示植物的各部位间存在着信息的传递。已经证明,植物体内传递的信息有些就是靠性能特异的激素的释放。正是因为有了这样的发现,才导致作物生长发育及田野杂草的“化

学调控”，成为植物生理继“化学施肥”之后的重大贡献。

现在科学技术已大体上弄清楚主要作物在生理、生态与生产上所需的光照、大气、水分、肥料等条件，并能设置应有的装备来满足其要求。温室、塑料大棚、人工气候室和无土栽培槽的建立完全摆脱当地气候、土壤等的限制，免除一切自然与生物灾害和环境污染，可以用来周年栽培多茬作物，随时供应质量兼优、无公害的花卉、鲜果、蔬菜等。其中还有不少有待作物生理钻研的课题可以继续扩展其用途和提高其产量。但是这种作法目前需要设备、物资、能量的投入，只适于小面积栽培经济价值高的园艺作物供城市消费。

大面积的粮食作物的露天经营至今还多少要“靠天吃饭”。主要靠‘侍弄’土壤，灌水施肥、改善地利上来获得高产。然而，像示范田那样，不惜人工、水肥等的大量投入来争取小块耕地作物茁壮成长，达到创记录的产量，却限于人力、物力在全国难以推广；而且在高水平的产量下，再增施水肥的增产效益不如用在中低产田显著。当前亟需作的仍是根据当地的自然条件，水肥的供应情况，简化田间作业程序，发挥作物的适应本领，节约水肥的施用，做到全农区作物的均衡增产。如何调配作业，就需要利用多参数系统的筹划安排和计算机的运用。

利用改善地利来提高现有的高水平的作物产量，已受限制。因此单产的提高，就需要另辟蹊径。育苗移栽、增茬套作、间作等是我国水稻等粮食作物生产中早已行之有效的技术，非常值得研究与扩展。这些措施是靠延长耕地时间与扩大空间的利用来提高单位面积的作物产量。我们于1992年起，组织了几个有关研究单位，承担了国家基础性研究关键重大项目——攀登计划的研究任务，集中探讨根据上述国内外大田生产现况实现其现代化需要解决的几项植物生理问题。可望通过5—10年内初步研究，形成具有我国特点的作物产量形成生理学和作物高产、高效、抗逆的作物生产理论体系和大田生产指导原则，为较大幅度提高作物单产和品质，满足我国农业现代化的需要做出贡献。

姜成石

1993年12月1日

前 言

今后几十年内,我国进入中等发达国家行列之前,国民经济发展的主要限制一直是农业。没有建立在抗逆基础上的高产优质高效的农业,就谈不上农业现代化,也就不可能有整个国民经济的现代化。

我国是一个农业大国,人口多、耕地少、人均资源稀缺和自然灾害频繁等因素,长期制约农业和整个国民经济的发展。随着人口、人民生活需要的增加和多种经营的发展,粮食种植面积必然减少,人均粮食偏低状况仍难以改变。所以,在充分利用现有资源和提高投入效益的基础上,千方百计提高粮食单产和粮食品质,是我国相当长时期内面临的紧迫任务。

“农作物高产高效抗逆的生理基础研究”是通过对我国主要农作物在现有高、中、低产的各个水平上的产量形成生理学研究,建立以最少的资源消耗和物质投入而获得最大增产效益的理论体系,并提出适合我国特点的高产高效抗逆的作物生产体系和调控原则。

本项目将采用控制条件与大田栽培、室内分析与田间测试相结合等现代高新技术方法,组织多学科协作,以研究各类农田中作物个体生理机能与群体微环境相互关系为基础,以作物发育、物质生产和产量形成生理学为中心,以研究细胞器—细胞—器官—个体—群体的不同层次上物质生产的代谢、运转、分配与高产高效抗逆的关系为突破口,找出制约作物对光、温、肥、水等资源利用和水、肥投入效率进一步提高的关键因素,提出作物高产、高效、抗逆的理论体系与调控的指导原则,使作物产量在高效、抗逆、优质基础上达到新的更高水平。

将“农作物高产高效抗逆的生理基础研究”列入国家支持的重大基础性研究项目(是建国以来的第一个次),不仅有助于改变我国作物生产高投入、低收益和资源利用率低下的状况,又可通过研究创建我国作物高产高效、抗逆的新理论体系和适合我国特点调控作物生产的指导性原则,为我国作物生产步入一个新高度打下坚实的基础。

因此,本项目的研究不论对我国农业生产的提高以及高产、优质、低耗和抗逆农业体系的建立,还是追踪国际作物生理学的先进水平、培养人才都具有深远的意义。

“农作物高产高效抗逆的生理基础研究”是国家攀登计划中的一个项目,由北京农业大学作为主持单位,中国科学院院士、北京农业大学教授娄成后先生为项目首席科学家,参加研究的有14个农业科研教学单位的75位科技人员。经过两年来的研究,已取得很好的阶段成果。

本文集汇集该项目各研究课题的国内外进展和主攻方向。全书包括光合作用、同化物分配、调控与信息传递、肥水高效利用、作物抗旱以及计算机在农业上的应用等专题文章33篇。

由于写作和编排时间仓促,书中不妥之处敬请批评指正。本书编辑过程中,单丽珠、丁雷和李永琴等同志做了大量工作,特此致谢。

王学臣 邹琦

1993年12月于北京

目 录

序

前言

1. 积极开展高产、优质、高效农业的生理学基础研究,为农业现代化服务 邹 琦 苏宝林 王学臣 李小云 王天铎(1)
2. 争取时间与空间,充分利用自然资源,提高单位面积产量与收益 娄成后(12)
3. 光合作用与作物产量 许大全 沈允钢(17)
4. 作物群体光合作用研究进展 王庆成 王忠孝(25)
5. 小麦种和品种间叶片展开后光合特性的差异及其机理 张荣铎 高 忠(35)
6. 作物光合作用“午休”现象研究进展 邹 琦(46)
7. 小麦旗叶对产量的贡献及其改良途径 张其德 许春辉(55)
8. 高等植物生殖体发育中细胞内含物的再分配 娄成后(62)
9. 源库关系与营养物质的分配与运转 张伟成 娄成后(70)
10. 作物生殖生长期同化物运输及源库关系的激素调节 韩碧文(75)
11. 小麦源库生理及调控的若干理论问题 李小云 苏宝林 于凤义 张玉文(81)
12. 水稻品种产量源库关系的研究进展 曹显祖 朱庆森 杨建昌 梁建生(90)
13. 玉米花、粒退化的时空分布及其生理机理研究 王纪华 王树安 梁振兴(101)
14. 小麦穗粒数的调节 王志敏 王树安 苏宝林(108)
15. 胞间连丝与植物细胞间的交通 王学臣 潘照明 娄成后(117)
16. 代谢物跨越叶绿体被膜的运输 陈 珈 王学臣(134)
17. 植物营养性状改良的分子生物学途径 张西科 张福锁 毛达如(148)
18. 植物成花诱导研究进展 杨广笑 孟繁静(157)
19. 玉米赤霉烯酮与植物生长发育的研究 傅永福 孟繁静(168)
20. 植物根系激素研究 唐祚舜 李召虎 田晓莉 何钟佩 李丕明(176)
21. 棉花胚珠培养及单细胞悬浮培养的纤维发育研究进展 徐楚年 柏长青(184)
22. 土壤水和氮的交互作用 李韵珠(191)
23. 作物水分利用效率的调节 罗远培(201)
24. 农作物高产高效的 MEY 施肥系统理论与方法 毛达如 曹一平 王兴仁(211)
25. 植物矿质营养效率的生理学和遗传学特性 张福锁(221)
26. 微量元素在韧皮部的移动性及在植物体内重新利用规律的研究进展 谭祖卫 张福锁(229)
27. 根际生物环境与植物的根际营养 王敬国(237)
28. 地下菌丝桥的功能及其生态意义 李晓林(246)

29. 改善作物抗旱性及水分利用效率研究进展	山 仑(258)
30. 作物根系特征及其抗旱性研究的进展	胡荣海 王 嫒 朱志华(269)
31. 作物生理过程的数学模拟	王天铎(276)
32. RCSODS——水稻栽培计算机模拟优化决策系统	
.....	高亮之 金之庆 黄 耀 陈 华(287)
33. 现代作物生产与信息处理	黄金龙(300)

CONTENTS

1. Developing Research Programs on the Physiological Bases of High Yielding, Better Quality and High Efficient Agriculture, Promote Agricultural Modernization of Our Country	
..... Zou Qi Su Baolin Wang Xuechen Li Xiaoyun and Wang Tianduo (1)	
2. Extension in Time and Space for Better Utilization of Natural Resources to Increase Yield per Unit Crop Area	Lou Chenghou (12)
3. Photosynthesis and Crop Yield	Xu Daquan and Shen Yungang (17)
4. Advances in Crop Canopy Photosynthesis Research	
..... Wang Qingcheng and Wang Zhongxiao (25)	
5. The Differences of Photosynthetic Traits After Leaf Expansion Among Wheat Species and Varieties and Their Mechanisms	
..... Zhang Rongxian and Gao Zhong (35)	
6. Progress in Research of "Photosynthesis Midday Depression" in Crop Plants ...	
..... Zou Qi (46)	
7. Contribution of Photosynthesis in Wheat Flag Leaves to the Yield and Its Improvement	Zhang Qide and Xu Chunhui (55)
8. Redistribution of Cell Contents in the Development of Reproductive Body of Higher Plants	Lou Chenghou (62)
9. On the Source-Sink Relationship in Relation to Nutrient Transport and Distribution in Higher Plants	Zhang Weicheng and Lou Chenghou (70)
10. Assimilate Transport and Hormonal Regulation of Source-Sink Relationship During Reproductive Growth in Crops	Han Biwen (75)
11. Review of Physiology and Regulation of Source and Sink in Wheat	
..... Li Xiaoyun Su Baolin Yu Fengyi and Zhang Yuwen (81)	
12. Research Advance in the Study of Yield Formation and Source-Sink Relation in Rice Varieties (<i>Oryza. sativa</i> L.)	
..... Cao Xianzu Zhu Qingsen Yang Jianchang Liang Jiansheng (90)	
13. Studies on the Temporal and Spavial Distribution and Physiological Mechanism of Devolution of Floret and Kernel in Maize (<i>Zea Mays</i> L.)	
..... Wang Jihua Wang Shu'an and Liang Zhenxing (101)	
14. Regulation of Grain Number in Wheat	
..... Wang Zhimin Wang Shu'an and Su Baolin (108)	
15. Plasmodesmata and Its Relations to Intercellular Communication in Plants ...	
..... Wang Xuechen Pan Zhaoming and Lou Chenghou (117)	

16. Transfer of Metabolites Across the Chloroplast Envelope
..... Chen Jia and Wang Xuechen (134)
17. Molecular Biological Approaches to Plant Nutrition
..... Zhang Xike Zhang Fusuo and Mao Daru (148)
18. Recent Advances in Plant Floral Induction Research
..... Yang Guangxiao and Meng Fanjing (157)
19. Studies on Zearalenone and Plant Growth and Development
..... Fu Yongfu and Meng Fanjing (168)
20. Hormones in Plant Root
..... Tang Zuoshun Li Zhaohu Tian Xiaoli He Zhongpei and Li Piming (176)
21. On Fiber Development Under Cotton Ovule Culture and Single Cell Suspension
Culture Xu Chunian and Bai Changqing (184)
22. The Interaction of Soil Water and Nitrogen Li Yunzhu (191)
23. Water Use Efficiency of Crop Plants Luo Yuanpei (201)
24. The Theory and Method of Maximum Economic Yield (MEY) Fertilization Sys-
tem for High Yield and High Efficiency of Crops
..... Mao Daru Cao Yiping and Wang Xingren (211)
25. Physiological and Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrient Efficiency
..... Zhang Fusuo (221)
26. Advances in Phloem Transport and Reutilization of Micronutrients in Higher
Plants Tan Zuwei and Zhang Fusuo (229)
27. Microbial Activities in Rhizosphere and Nutrient Availability to Plants
..... Wang Jingguo (237)
28. Myocardial Links Between Plants and Their Function and Ecological Significance
..... Li Xiaolin (246)
29. Advances in Improvement of Crop Drought Resistance and Water Use Efficiency
..... Shan Lun (258)
30. Progress of Studies on Crop Root Characteristics and its Drought Resistance ...
..... Hu Ronghai Wang Huan and Zhu Zhihua (269)
31. Mathematical Simulation of Physiological Processes in Crops
..... Wang Tianduo (276)
32. RCSODS-Rice Cultivational Simulation, Optimization and Decision-Making Sys-
tem Gao Liangzhi Jin Zhiqing Huang Yao and Chen Hua (287)
33. Modern Crop Production and Information Process Huang Jinlong (300)

积极开展高产、优质、高效农业的生理学 基础研究,为农业现代化服务*

邹琦

苏宝林 王学臣 李小龙

(山东农业大学,泰安 271018) (北京农业大学,北京 100094)

王天铎

(中国科学院上海植物生理研究所,上海 200032)

提要 本文系该项目立项建议书的一部分,论述了我国农业面临的严峻挑战和实行资源节约型高产高效农业的必要性与可行性,从植物生理学角度探讨了实现作物高产高效可以挖掘的潜力与可行的途径,提出了作物高产高效生理基础研究内容的建议。

内 容 目 次

- | | |
|---|--|
| <ol style="list-style-type: none"> 1. 我国国情决定了我国农业现代化必须走高产、优质、高效的道路 <ol style="list-style-type: none"> 1.1 我国农业正面临严峻挑战 1.2 高产、优质、高效农业是我国农业现代化的必由之路 2. 作物产量生理的理论研究曾经给农业生产带来巨大变革 3. 高产生理的理论正孕育着新的突破 <ol style="list-style-type: none"> 3.1 理想株型的研究尚有大量未知领域有待开发 3.2 单叶光合效率的提高仍有较大潜力 3.3 收获指数的提高是今后作物高产栽培与育种的主攻方向 3.4 作物衰老生理的研究,为产量形成期大幅度增加同化产物提供了新的可能性 | <ol style="list-style-type: none"> 3.5 加强作物水分与养分利用效率的研究是创造高产高效农业的重要理论保障 3.6 吨粮田的建设实践为高产高效生理的理论研究开辟了新天地 4. 关于研究内容和目标的建议 <ol style="list-style-type: none"> 4.1 关于作物理想型与高产高效群体结构及其建成规律和生理特性的研究 4.2 个体光合潜力与产量关系的研究 4.3 高产条件下作物器官的生长发育、相互关系及其调控机理研究 4.4 衰老的控制及其在高产高效农业中的作用 4.5 作物高产田中肥、水利用效率的研究 4.6 作物产量形成的计算机模拟 |
|---|--|

1. 我国国情决定了我国农业现代化必须走高产、优质、高效的道路

1.1 我国农业正面临严峻挑战

1991年11月29日中共十三届八中全会通过的《关于进一步加强农业和农村工作的决定》特别强调指出:“农业是经济发展、社会安定、国家自立的基础,农民和农村问题始终是中国革命和建设的根本问题。没有农村的稳定和全面进步,就不可能有整个社会的稳定和全面进步;没有农民的小康,就不可能有全国人民的小康;没有农业的现代化,就不可能有整个国民经济的现代化。”这一论断是经历了多次历史的曲折和反复、总结了多次的经

* 本文系在姜成后、王树安和毛达如教授指导下完成的,由邹琦教授执笔。

验和教训而得出来的。

经过 1989 至 1991 年三年调整,当我国经济开始进入另一个高速发展时期时,中央就首先研究农业问题,制定了加强农业的多种政策和措施,足见国家对农业发展的重视。这一方面是因为农业现代化在整个国民经济现代化中起着关键性的作用;另一方面,也是因为,我国农业所面临的形势是十分严峻的。人口激增、耕地锐减、人均资源稀缺和自然灾害频繁是我国经济发展长期面对的基本国情。预计今后几十年内,直到下世纪中期我国进入中等发达国家之前,我国国民经济发展的主要限制因素仍将是农业。

我国人均耕地面积目前只有 1.3 亩,相当于世界人均耕地面积(3.96 亩)的 1/3,美国(11.44 亩)的 1/8,加拿大(26.3 亩)的 1/20;耕地面积每年还以 700 万亩左右的速度减少,估计到本世纪末,我国人均耕地将减到 1 亩。目前我国按耕地计算的粮食平均亩产只有 290 多公斤,即使到本世纪末全国耕地平均亩产粮食 400 公斤,折合年平均增长 4.75%(做到这一点是很难的),届时也只能维持 1984 年人均占有 400 公斤粮食的水平,相当于 16 年内无增长,将与国民经济发展和人民生活水平的提高对粮食和农产品日益增长的需求形成尖锐的矛盾。近来某些地区出现的粮食过剩、仓库暴满的现象,实际上是一种“假饱和”,与生产发展的不平衡、仓贮能力不足、畜牧业和工业对粮食的转化能力不强、粮食收购资金缺乏以及粮食品种和质量不能满足需求有关,我们的决策机构切勿为这些假象所迷惑而放松发展粮、棉、油及其他种植业生产的努力。

我国人均淡水资源占有量仅为 2600 m³^[6],为世界平均水平的 1/4,干旱半干旱地区占全国耕地面积的 34%,旱灾对作物产量的影响居诸自然灾害之首。全国有 300 多个城市正在受到缺水的威胁,而农业又是用水大户,灌溉用水占全国水资源消费量的 84%^[6],农业用水效率的提高对于缓解我国水资源紧张状况有着举足轻重的影响。

我国化肥总生产能力为 1912 万吨(1990)^[3],平均每亩耕地只有 12 公斤,每年需进口的尿素占世界尿素出口量的 1/4~1/5。与我国资源稀缺的现状形成鲜明对比的是:农业生产对自然资源和人力资源的利用存在着严重的浪费现象。如落后的灌溉系统和灌溉设施、大水漫灌和多灌勤灌的传统习惯,不仅浪费了宝贵的水资源,而且造成土壤次生盐渍化;地下水超量开采导致地面沉降和海水入侵^[9];过量偏施氮肥不但使肥料的效益下降,而且污染地下水;农药的使用技术不当、使用浓度过高,既增加了粮食生产成本,又污染了环境,还会使害虫抗药性大幅度提高。(1992、1993 年连续两年北方棉区棉铃虫特大发生,即与此有一定关系)。随着我国社会主义市场经济体制的逐步形成,发达地区劳动力逐渐向乡镇企业和多种经营转移,农业劳动力明显不足,而传统农业过分强调精耕细作,耗用大量人力。凡此种种,构成了资源紧缺与资源浪费并存的怪现象,其后果是使种植业的比较效益下降,个别地区已出现种植业的萎缩,这些问题如不及早解决,必将成为我国国民经济实现小康和进入中等发达水平的严重障碍。

1.2 高产、优质、高效农业是我国农业现代化的必由之路

面对上述形势,我国农业的唯一出路就是走“资源节约型”、“高产、高效农业”的道路^[1,2,4,10],既要大幅度提高单位土地面积的产出率,又要尽量降低单位产出的资源消耗,只有这样,才能缓解我国国民经济对农业生产发展的需求与资源紧缺局面之间的尖锐矛盾,保证向小康和中等发达水平过渡的基本条件。

从宏观上看,高产、优质高效农业的实现需要农、林、牧、副、渔及加工业和服务业等各

业的积极配合和合理规划,才能提高综合效益^[2]。然而,作为地球上初级生产力的种植业则应成为高产、优质、高效农业的基础。欲达到种植业的高产高效,必须以作物高产生理的基本理论为指导,将资源的有效利用作为重要研究内容,建立起一整套高产、优质、高效的科学理论体系,使之成为我国现代化农业技术的理论基础。

2. 作物产量生理的理论研究曾经给农业生产带来巨大变革

植物生理学与作物生理学的理论能否推动农业科技与农业生产的进步?这是要不要发展高产高效生理研究的主要依据。我们的回答是肯定的。现仅以作物产量生理学(physidogy of crop productivity)发展的一些实例加以说明。

早在本世纪30年代,Boysen-Jensen在其专著《植物的物质生产》一书中就提出了通过改进CO₂同化体系来提高作物生产力的观点。自日本学者门司与佐伯用简明的数学模型描述植物群体内光分布与碳同化和产量的关系以来,关于群体结构和理想株型与产量关系的理论迅速发展,终于导致了60年代以选择矮秆、直立叶片品种,改善群体透光状况与耐肥性为主要内容的“绿色革命”,使水稻单产增加了50~100%甚至更多。在我国,水稻矮化育种自50年代末由广东省发端,早于国际潮流十年,育成了我国首批矮化水稻^[18],使水稻单季亩产从350公斤左右达到或超过500公斤。在理论上,以殷宏章为首开展的作物群体结构与光能利用的研究提出了一些重要的概念和论点,包括群体与个体的概念及其辩证关系、群体的自动调节、群体结构与产量的关系、合理群体结构的标准等,从植物生理学的角度为稻麦等作物合理密植提供了十分明确而又科学的依据,也成为株型育种的理论基础之一^[16,17]。在这一理论指导下,我国小麦矮化育种自60年代末开始,至今,全国小麦主产区的高产品种,已全部被矮秆和半矮秆品种所替代。在栽培方式上,余松烈、郑广华等运用群体生理的基本理论,针对传统的小麦大群体所产生的矛盾,提出了“精播高产栽培”的理论体系^[19~21],其实质是适当控制群体、壮大个体,减少无效蘖的遮光,以解决群体内部光照不足这一主要矛盾,为壮秆、大穗提供充足的碳素营养,从而解决了高产麦田穗形变小和倒伏这两大难题。精播高产栽培的技术体系与矮秆品种相结合,使小麦亩产由350公斤左右增加到450~500公斤,小面积高产超过600公斤。目前,精播小麦已累计推广1亿亩以上。继小麦之后,紧凑型玉米杂交种的出现,使玉米产量又登上一个大台阶,亩产500~600公斤已成为某些夏玉米产区的常规产量,小面积已超过1000公斤^[15]。

上述例证充分说明:作物产量生理的理论研究一旦出现新的突破,定会给作物生产面貌带来巨大变革,并在生产中长期发挥其指导作用。

3. 高产生理的理论正孕育着新的突破

随着生产条件的改善和作物群体的进一步加大(叶面积系数已达到5~8),产量达到新的水平以后,是否仍有继续增产的潜力可挖?高产高效的理论研究能不能找到新的突破点?我们的回答也是肯定的,这也正是国内与国际上关于产量生理研究的焦点。从目前国内外的研究动向和趋势,我们认为可以选择以下几方面予以突破。

3.1 理想株型的研究尚有大量未知领域有待开发

这类研究的难点在于,只有用等基因系才能进行严格意义上叶倾角单因子试验,而且

从理论上讲,直立叶型品种只有与高密度相结合,才能显示其优越性,又给实验设计增加了一定难度。因此,对现有直立叶型增产实例如何认识,仍有不同意见。此外,在稻、麦、玉米三大禾谷类作物中,小麦的情形远不及水稻、玉米。典型的直立叶型小麦并未见于生产。双子叶植物理想型的研究基本上是空白。此外,关于理想型的研究迄今为止都是用实验方法进行,只有粗略的理论分析,缺乏多变量的理论模型的探讨。因此,如能建立起尽量接近实际状况的数学模型,则可探索更多的未知领域。在应用数学理论与计算机技术高度发展的今天,实现这一点是完全可能的。

3.2 单叶光合效率的提高仍有较大潜力

60年代末至70年代初光呼吸与碳4代谢类型的发现,曾使人们对改善单叶光合速率以提高产量抱有过高的期望,并形成了研究热潮^[44]。然而,许多研究指出,单叶光合速率与产量间并没有简单相关关系,使不少人失所望^[40]。我们的看法是:产量形成受多种因素的支配,单就直接因素而言,至少包括光合面积、光合速率、光合时间、光合产物的消耗和合理分配等五个方面。而且群体光合面积与单叶光合速率一般是负相关(由于遮阴造成),光合面积的扩大对产量的贡献很容易将光合速率的作用掩盖。因此,光合速率与产量不具有简单相关关系并不等于否定光合速率因子在高产中的重要性。关于作物群体光合速率的研究(Harrison, 1981; Wells 等, 1982)则肯定了光合速率与产量的密切关系,精播高产的小麦开花后群体,虽然小于传统栽培方式的群体,但群体 CO_2 同化量和平均单叶光合速率却高于后者,与产量的高低完全一致^[35]。就目前所知,在光合速率问题上,至少有二方面的潜力可以发掘,并涉及一系列理论问题:

(1)同一种碳同化类型的作物种和品种间光合潜力存在着基因型的显著差异,已成为“高光效育种”的主攻目标^[28~30]。虽然碳3与碳4植物光合效率差异的原因已十分明确,但是同一种碳同化类型之内的差异原因仍不十分明了,其中包括气孔扩散阻抗、叶肉阻抗(包括 CO_2 在液相介质中的扩散, RUBISCO 的羧化效率、碳循环效率)等因素,其开发前途十分广阔(Farguher 等, 1982)。美国作为国家级科学研究计划管理出版的重点研究项目列题专著中,仍然把提高光合效率的遗传改进列为重点课题(New Direction for Bioscience Research in Agriculture—High Reward Opportunity, 1985; Plant Productivity—Research Imperatives Revisited, 1986);国际水稻研究所(IRRA)在“1990—2000 研究战略”中,认为水稻产量要有新突破,必须要有新的生理及形态特征,他们把提高水稻的光合能力和叶片截光能力,提高光合产物分配系数和对矿质营养的利用效率作为亩产吨粮新品种的主要生理指标。国内江苏农科院利用一套简易可行的流程培育出光合作用对广幅光强适应力强、耐光氧化的水稻新品系 02428,广东农科院筛选出的高光效种质“叶青伦”,均已被育种家作为优良种质应用于水稻杂交育种和杂种优势利用,已在生产中发挥巨大作用。

近年来,关于光合作用的光抑制、氧抑制光合、活性氧伤害及活性氧清除系统与光合活性关系的研究空前活跃,已发现水稻、小麦在过高光强下的“光漂白”现象,这就使处在冠层上部、受光良好的叶片未能真正发挥其潜在光合能力。在高温、干旱、强光条件下,常见小麦旗叶反较倒二叶光合速率低,并且常提前衰老,极有可能与此有关。已知活性氧清除能力在不同品种间有明显差异,外源活性氧清除剂也能有效地防止光氧化,这些都是可挖掘的潜力。

(2)许多作物,特别像小麦、大豆等C₃作物,存在着光合午休现象,在产量形成时期和不良温度与水分状况下尤其严重,碳同化量的损失可达潜在量的1/3^[25~27]。过去由于研究手段的限制,对“午休”原因和防止措施的认识分歧较大。近年来,利用先进的测试手段分清了气孔与非气孔因素的作用,计算出气孔限制值与羧化效率、RuBP最大再生速率等,研究工作更加深入^[22~24]。认为气孔对叶-气水汽压差的前馈调节和对叶片水势的反馈调节以及某些非气孔因素(如光抑制等)可能参与了“午休”过程,初步采取的某些措施在减轻小麦、大豆“午休”的同时明显增加了产量^[22~27]。估计这一漏洞如能加以填补,小麦、大豆产量增加20%以上是完全有可能的。

3.3 收获指数的提高是今后作物高产栽培与育种的主攻方向

Austin等英国小麦生理育种家及Evans等澳大利亚学派关于小麦种的演化过程中生理特性的研究发现,现代六倍体与原始的二倍体小麦相比,主要是收获指数的增加,而在高产条件下的总生物量相似。这是现代小麦高产的主要原因^[36~39]。这一结论给高产生理研究带来新希望。对我国小麦品种演化的研究也揭示了类似的趋势,收获指数已由解放初期的0.35左右增加到目前的0.45,而在高产条件下的每亩总生物量(不计根系)大致在1000~1300公斤。这就是说,小麦丰产田由过去的350公斤/亩增加到现在的500~600公斤/亩,主要是收获指数增加的贡献,增加收获指数的一个最大优点就是无需额外增加投入,因而既是高产又是高效的途径,应当作为新的研究热点^[41],70年代中期的工作使该研究体系迅速发展,80年代以后,研究目标更加集中,思路更见清晰,运用系统论、控制论观点以碳、氮两类物质代谢分配为主体,以提高经济产量为目标,提出了碳素经济学(carbon economy)和氮素经济学(nitrogen economy)的概念。目前欧洲的科学家已组织了一个国际性的研究网络(growth and regulation group),初步明确了不同栽培条件下源、库的制约关系及其细胞学与生物化学基础,调控手段的运用及几种主要作物的经济产量潜力假说(Thorne,1986; Aufhamm,1989)。国内以蒯成后为首的研究集体,早在50年代即以物质运输和信息传递为主要研究方向,发现了植物体内物质的高效转移途径——集团性转移,物理-化学信号在器官的信息传递和自我调控中的作用^[31]。

由于近年来植物激素与调节物质的研究进展,已使人们掌握了更多的调节器官建成和库源关系的有效武器,能够在栽培措施和品种选育尚不能发挥作用的范围和程度上显示其威力。目前在小麦、水稻、棉花生长发育模式与器官相关性的人工控制方面正在发挥着重要作用,理论研究也有新的见解^[42]。然而,目前调控的手段和程度均未达到理论上可以达到的程度,需要进一步探索。

以上研究工作正在孕育着关于器官建成、同化物生产运输与分配、源库关系的制约与调控直至产量形成的统一理论模式的建立和调控措施的完善,并将在更加经济有效地将尽可能多的同化产物转化为产品器官、提高收获指数的过程中发挥其指导作用。

3.4 作物衰老生理的研究,为产量形成期大幅度增加同化产物提供了新的可能性

衰老问题与产量形成期同化量的大小休戚相关,也是与收获指数紧密联系的重要因素。作物产品器官充实期是产量形成的关键时期,但也是各种生理功能进入全面衰退的时期,是产量形成的一大漏洞。衰退开始的迟早与产量高低有密切关系。六倍体普通小麦最高光合速率虽然明显低于原始类型的二倍体小麦,但是由于开花后叶片功能期长,后期总同化物大大超过二倍体,这是六倍体小麦产量高于二倍体的重要因素之一(张荣铎等,

1992);小麦生育后期遇到干旱、高温或高温后遇雨,使叶片迅速衰亡,籽粒瘦小,产量大减;棉花(特别是地膜棉和移栽棉)前期早铃过多造成后期早衰,常常得不偿失。小麦矮化育种中遇到的一个严重障碍是:凡株高在70~75 cm以下的矮秆材料,后期多有严重早衰问题,虽无倒伏之虞,但产量难以突破新水平。原因何在?虽猜测甚多但无严格的试验研究依据。类似事例在生产中屡见不鲜,不但降低了收获指数,也降低了总生物产量和资源效益。如能在理论研究和实际措施上有所突破,定会对高产高效农业产生重大影响。

植物衰老的研究是植物生理学研究的的前沿之一,涉及营养、激素、根系生理、生物自由基及活性氧的危害与清除等,并已深入到分子水平,包括衰老的启动、信息的传递与某些特殊蛋白质与酶类合成的关系等。其中根系生理研究更具关键作用,因为早衰与水分胁迫、营养供应、内源激素调节的关系无不与根的活力维持有关;而根系活力的维持则受地上部的碳素营养供应和生殖器官竞争的制约,所以,关于作物衰老的研究将在根系-营养器官(叶片)-生殖器官三者关系的理论领域开辟一个新的天地。根系研究的难度较地上部更大,因此研究资料数量不多,更不系统,近年来一些新技术的出现已为根系生理的研究开创了新局面。在延缓衰老的措施上,也有一些新探索,如调节器官间相互关系、无机与有机营养状况的改善、激素与生长调节剂的使用等,但工作比较分散,尚未形成统一的理论体系,值得花大力气开展工作。预计这类研究工作一旦取得重大进展,则由于叶片功能过早衰老而造成的产量损失将会在很大程度上加以弥补。

3.5 加强作物水分与养分利用效率的研究是创造高产高效农业的重要理论保障

高产田对资源的利用是否高效?理论上尚有争议^[10,12,13]。报酬递减律是一条客观规律,但报酬递减律是与限制因子律紧密相连、不可分割的。提高非限制因子的供应水平将造成报酬递减,但改善限制因子则可能使总报酬递增或维持恒定。由此观点分析,当前农业生产中提高肥、水利用效率仍有很大潜力,应从栽培生理角度深入研究。在水分利用上,已知生长与光合对水的最适要求不同,作物同化能力的最高点并不在叶片水分饱和点;改善营养能提高同化能力、改善气孔调节机制、提高水分利用效率。合理的群体与发展动态不但可有效地利用光能,也可有效地利用肥、水,减少浪费。为了维持作物一定的生长速度和一定的功能,所需临界营养水平如何?不同作物与品种的反应有何差异?都是不甚清楚的问题。小麦、水稻等不少作物都有耐肥品种与不耐肥品种(主要指氮肥)的区别,已对这种差别的生理生化基础有了初步了解,包括对氮肥的吸收、转化、运输、分配和利用等。就目前所知,矮秆耐肥品种的主要优点是它在高肥条件下生长稳健,但也正是这个特点使它对肥料的反应迟钝,只有在大量肥料投入的基础上才能发挥其增产效益。换言之,耐肥品种也是费肥品种。能否打破此种局面,为实现既高产、又省肥的品种培育和栽培途径及调控措施提供理论依据?高产高效生理研究应当承担起解决这一理论问题的重担。从产量的根本来源是光合产物这一观点出发,这个期望是完全有根据的。

除了氮素以外,不同作物和品种对土壤中的钾、磷及各种微量元素的吸收利用能力也有明显差别,研究其作用机理,筛选和培育吸收能力强的基因型,对于在贫瘠土壤上取得好收成都具有十分重要的意义。

从限制因子的概念研究高产高效生理基础,应考虑到长期施用氮肥和大量元素造成的营养不平衡问题。微量元素问题不仅在贫瘠土壤上十分突出,而且在某些高产地区也已显示出其重要性,应将其纳入高产高效研究体系,在微量元素对产量的限制作用、它的吸