

作物育种的生物学原理

〔苏〕 A. C. Образцов 著

董 钻 译



农 业 出 版 社

作物育种的生物学原理

【苏】A. C. Образцов 著

董 钻 译

作物育种的生物学原理

〔苏〕A. C. Образцов 著

董 钻 译

* * *

责任编辑 徐建华

农业出版社出版（北京朝阳区枣营路）

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092mm 32 开本 8.125 印张 174 千字

1990 年 9 月第 1 版 1990 年 9 月北京第 1 次印刷

印数 1—1,040 册 定价 5.40 元

ISBN 7-109-01334-0/S·950

前 言

1981—1985年直至1990年期间苏联经济和社会发展的基本方针中指出，粮食年平均产量应达到2.38亿—2.43亿吨，要为全国畜牧业制定并实现建立可靠且平衡的饲料基地的综合规划。除了其他措施而外，培育并种植高产的粮食和饲料作物品种、杂交种将有助于这一任务的实现。因此，目前对作物育种应给予足够的重视。

随着农业生产的集约化以及向工业化基础的转化，对品种的要求也愈来愈严格。当前，科研部门面临的重大课题是，为集约化农业培育并推广高产、耐肥水、早熟、抗不良气候条件、抗病虫、适于栽培过程全面机械化的品种。

苏联卓越的育种家已经培育出很多生产力高、适于各种土壤—气候地带种植的粮食、饲料作物的优良品种。然而，对集约化农业品种选育问题现状的分析表明，在苏联北方夏季短促、冬季严寒，南部和东南部夏季干旱的条件下，这个问题并未完全解决。问题的复杂性在于，培育生产潜力高、抗逆性强、能够以高额的增产补偿施肥和灌水消耗的品种是与必须克服一系列负相关关系紧密联系在一起的，这些关系是：生产力与早熟性，生产力与越冬性，早熟性与越冬性，等等。

育种家们根据现代遗传学的成就，提出了用根本上改变作物形态结构和生理生化特性的方法以克服负相关的课题。

不过，假如在利用遗传学方法的同时，还能依靠决定作物生产力、早熟性、抗逆性和其他特征特性的知识这个巩固的基础的话，实际育种工作将取得更大的成就。

作物的发育节律、产量和其他特性决定于各种内在和外界因子间相互作用的极复杂系统。

对性状的相互关系缺乏足够的认识，就不可能切实地判断它们的亲和性，因而也无法判断这一或那一育种方向的前景。众所周知，试图通过杂交的途径结合作物的产量性状（分蘖数、小穗数、小穗粒数、千粒重等），遇到了很大的困难。不同的品种可能以完全不同的形态性状组合形成相同的产量。

只根据经验相关对性状作形态分析而缺乏补充的生理和生化研究，不足以弄清楚品种间产量差异的真实原因。因此，近年来的总方向是综合研究品种间产量差异的形态结构和生理原因。只有通过这样的研究才能确定作物形态性状、生理性状与生产力之间的因果联系，查明限制产量的因子并拟定出克服这些因子的方法。为此，不但要在单个器官、整个植株的水平上，而且要在作物群落水平上深入了解相互作用的诸因子的复杂系统的作用规律。

研究作物群落这样的复杂系统中生理生化和形态过程的相互联系，可以揭示最重要的生理功能、新陈代谢各个环节，它们的一定组合保证了作物的高潜在生产力、早熟性和抗逆性。

把遗传育种工作摆在生理学基础之上，这是实现培育全面满足高度机械化集约化生产要求的新品种和杂交种这一大规模规划的重要条件。Н. И. Вавилов 曾认为，对作物性状进行生理学分析，对于认清性状形成过程的实质和利用现代

遗传学手段有目的地改造这些性状是有重要意义的。

Е. Ф. Вотчал、В. Н. Любименко、И. В. Красовская、Б. А. Рубин、В. А. Кумаков等人的著作中都提出了育种原理问题，而解决这些问题，生理学肩负着很大的日益增长的使命。这主要表现在如下几个方面：

1. 确定育种的基本方向，即在研究各种条件下同化、输导和需求器官结构和作用特点的基础上，对育种目标——植株的生态生理和形态类型提出理论的和实验的论据。这样的理想品种模式具有形态和生理生化特征的最佳组合，应当把这个模式视为一种蓝图，按照它可以设计新的在指定生态条件下形成尽可能高额产量的品种。更有的放矢地选配和研究原始材料，选择最适宜的育种方法。确定有效的研究方向。

2. 研究原始材料的形态和生理性状、发育节律和对外界环境因子的反应标准；揭示限制作物生产力和抗逆性的性状；研究性状间的机能相互联系，以便按着容易计量的间接指标在个体发育的早期对类型进行评价和选择。

3. 研究生理、生化和形态性状的饰变与外界环境因子的关系。这类研究对于按着对环境条件的反应为品种的理想模式提出生理参数、揭示饰变的方向和幅度、确定“分析环境”（在这种环境下可以清楚地显示遗传的变异和饰变的区别），都是必需的。

研究对作物生产力、生育期和其他重要经济特性起决定性作用的生理性状和形态生物学性状的变异和遗传具有特别重要的意义。

遗传学和其他生物科学最新成就的应用使育种过程越来越成为可控的过程，不过目前育种的成功在很大程度上还取决于育种家的实践经验和洞察力。更确切些说，实践经验使

育种家在制定和实施育种方案时能够采取近似最佳的决策。然而，鉴于对育种过程进行数量描述有一定的困难，代代相传的经验继承性又不那么大，要获得一项巨大的成果往往需要几十年的时间。因此，每一个有成就的育种家在制定和实施育种方案上都有自己的“风格”。

在粮食作物育种上，凭经验行事似乎还是相当有效的。在高肥条件下粮食作物植株易倒伏，其产量的生物学潜力还不能完全发挥出来。育出抗倒伏的品种，即使光合器官并无太大的改变，仍可把籽实的潜在生产力提高到每公顷100公担或更多一些。

在苏联和其他国家，都已育出了冬小麦矮秆品种，在灌溉条件下，其潜在产量已接近10000kg/ha，甚至超过这一水平。春播谷类作物（小麦、大麦）新品种的产量上限也在7000kg/ha以上。

饲料作物的育种要复杂一些。这类作物植株的光合作用部分本身又是经济产量部分。它们没有像粮食作物那么大的育种潜力。因此，已经适应了当地条件的现有选育的和地方的饲料作物品种、群体植株光合和需求部分的结构和机能若无重大变化，很难设想其产量育种会有什么突破性的成就。

当前，生理学尚未直接涉足于育种过程。然而，近年来在这方面已经前进了一大步：致力于育种的生理—遗传和形态—生物学方面的工作已大大开展了起来。

本书是作者多年研究的结果，也是总结苏联和国外致力于粮食和饲料作物产量、生育期和越冬性的生理和形态生物学研究的学者们工作的结果。这些性状基本上决定着品种的产量和分布。

本书将在作物群落的水平上讨论各类作物生产过程的一

般规律并作出关于限制各种具体作物产量的诸性状如何改良的结论。还将非常注意分析作物群落中单株水平上产量形成的形态生理过程；讨论性状—产量构成因素与作物发育节律和生育期的相关关系和机能关系；详细分析数量性状—作物产量构成因素和生育期的筛选和遗传变异的规律。

上述研究的根据是对于作为育种目标的植株理想形态生理型（品种形态生理模型）及其培育方法的认识。

上面所列举的问题当然不是包罗万象的。对于所提出的课题也不可能全部圆满地进行讨论。某些章节只能描述一个轮廓，旨在引起研究者对那些对于育种具有重要意义、虽已见诸专门文献却往往被育种家忽略的问题加以注意。在这些问题中，近年来蓬勃发展的关于作物群落最大生产力理论、作物发育的生理—遗传观点具有重要的意义。需要再次强调的是，尽管育种的理论原理被认为是遗传学，可是为了顺利的工作还必须具备生物学其他领域的首先是植物生理学领域的广泛知识。虽说这些知识并不始终提供现成的处方，但是毕竟可以开扩育种家的视野并最终促进实际育种方法库的扩大。

目 录

前言

第一章 作物的光合生产力与产量	1
研究作物群落生产过程的系统观点	1
光合作用	6
呼吸作用	12
光合作用与呼吸作用的相互关系	15
各种因子对光合作用的影响	17
植被的结构	26
同化物向植株各器官和产量的分配	29
光合作用和同化物分配的内源调节	47
第二章 产量形成的生理—形态规律	53
一年生和多年生作物形态建成的规律	54
作物的生育期	63
作物产量性状与生育期的相关	73
籽粒产量形成的特点	81
作物的生育期与产量	86
第三章 作物性状的饰变	100
照光条件对作物性状表型变异的影响	101
温度对作物性状表型变异的影响	153
作物对光周期和温度的反应与越冬性的联系	166
无机营养条件对作物性状表型变异的影响	173
作物种和品种对土壤肥力和施肥反应的比较评价	179
集约化农业下品种的生理模型参数	187

第四章 作物产量性状和生育期的遗传变异性	193
个体发育的生理—遗传模型	194
性状相关与选择	204
作物产量性状和生育期的遗传	216
参考文献	239

第一章 作物的光合生产力与产量

研究作物群落生产过程的系统观点

为了制定有科学根据的育种规划，只具备单个植株形成规律的知识是不够的。一般地说，作物的生长发育是在作物群落中实现的。作物群落对环境条件变化的反应是按自身的规律表现出来的，不同于单个植株的反应规律。由于植株个体之间以及整个植被与外界因子之间相互作用的结果，作物群体内形成了区别于周围环境小气候的特有的小气候。

作物群落的生产力以单位面积群体对气候和土壤资源利用的程度为转移，而外界因子对单个植株生长的影响要小一些。因此，不同作物种和品种单株潜在生产力波动的范围很大，而作物群落的生产力变动却相对较小。

在适宜的栽培条件下，各种作物群体在生物量积累速度方面是接近的，因为单个植株的发育能力与作物群落的生产力并不呈正相关。比如，由微小的单细胞藻类(*Chlorella*)所构成的植物群落即属于在适宜条件下生物量积累速度高的最高产的植物群落。研究单个存在的植株的性状和特性，可能给估计将以群体存在的植株后代的未来的生产力造成严重的错误。因此，按基本指标在群体中评价和选择基因型，只能在对该作物或品种最佳的群体密度下进行。

在进行品种试验时，如果小区间的走道不进行种植，各

品种在产量方面的真实比值也可能出现某种歪曲。因为不同基因型的边际效应是不相同的。小区产量同大面积真实产量的偏差可能随着小区周长与其面积比值的增大而达到百分之几十。

在分析生产过程的参数时，必须有系统的观点。根据这种观点，作物群落被看作是一个作为统一整体起作用的，以二氧化碳、水和无机营养元素为原料，以阳光为能源，能够生产作物产品的光合作用生物学系统。

作物群体，作为一个生物学系统，是由单个成分——植株组成的：植株本身也是由器官、组织、细胞、基因组成的复杂系统。作物群落又是更高水平的组织系统——包括非生命环境在内的生态系统的一个成分。每一水平的系统都有其作用的特点。因此，当在细胞或分子水平上对生物学系统进行研究时，不可能根据这些研究去预见整个植株的全部特性。同样，根据单个植株的作用特点也无法完全预见作物群落的作用特点。因为随着由较低水平的生物学系统向较高水平的系统的过渡，将出现一些该水平系统所特有的新增添的特性。

研究复杂系统的系统观点的实质是模拟。采用模拟方法可以查明被研究系统中所有基本的、最本质的东西，若不采用这种方法，则成功地研究如此复杂的系统如作物群落有时会遇到不可克服的困难。所谓模拟是指物质的或精神的（想像中的）模仿某一实际存在的系统的行为，图解化地或数学化地复制其组织原则和作用原则。

模式，一方面是某种概括的研究结果，另一方面又是一种手段，借助它可以检验和形成假说。模拟的总的意义在于，可以从研究个别成分过渡到将已经研究过的部分结合在

一起，过渡到审查它们在统一的系统中如何起作用。在模拟过程中，仿佛是把生物学对象（植株、植物群落）的组织 and 作用的基本原则纯粹分离出来，以便对它们进行详细的研究。同时，研究工作并不是用生物学对象本身来进行，而只是用人为创造的程度不同地模仿植株或作物群落某些基本特性的替身（模式）来进行的。这一点在研究作物群落对植株性状和特性遗传变异的反应时是很重要的。在自然界的实验中要遵循只有一个差异的原则对植株进行研究是困难的或者是不可能的，甚至采用一大批品种也是如此。

产量形成过程的数学模拟方法使我们能够进行数值实验，能够研究这种或那种内在和外界环境的变化是怎样影响系统的行为的。借助电子计算机可以“演出”模式的行为（模仿作物群落的行为），能够确定品种的生产力以及在设计作物新品种时确定性状的最佳组合。将来，育种家的大部分劳动看来将致力于制定适当的模式和为数学模拟和电子计算机收集资料。

模拟与数学和控制论向生物学和农学领域的广泛渗透有关，它与其他研究方法并不矛盾，甚至是从属于这些方法的。它是一种能够把生物学研究提高到新水平的特殊的研究方法。它把对个别性状、类型和过程的分析研究转为对作物群落系统及其作用机制的研究。К. А. Тимирязев (1922) 在《生物学的历史方法》讲座中就曾指出，只有把生理学和形态学领域内迄今零散的研究汇总起来，对有机体进行完整的认识，才算得上是真正科学的认识。

制定模式包括许多阶段。第一个（必须的）阶段是建立图解模式，其中应描述需要进行研究的系统的组织和所有基本特性、最重要的关系和作用原则。

这一阶段是为以后所有的工作打基础。模拟的第二阶段的成功取决于图解模式，正确反映作物群落的结构和作用的基本原则到什么程度。图解模式可以提供关于系统的各成分间相互关系的明确概念，但是它本身并不能显示它在各种情况下的行为。为这一目的需要制定数学模式，通过它可以模仿作物群落的行为，而这些行为又是与作物性状和环境条件的相互关系有关的。

生产过程的模拟问题是极其复杂而又困难的，因为任何一个公式也不可能描述在各种情况下作物群落行为的多样性。这一点部分地与生物学系统中过程本身的本性有关，生物学系统使过程难以测定和进行数值表达。因此，所有的模式都应当有严格的针对性。

必须把被研究的因子缩减到最低限度，只考虑主要的对作物群落的最佳作用有决定性意义的因子。但是在极度简化的情况下，模式可能变得过分的不现实。出现了二者择一的情况：简单的模式容易建立，但却不那么现实，以至无法对它进行检验；而运用复杂的详细描述系统行为的模式又很困难甚至不可能。因此，正确确定模式可以简化到什么程度，以便一方面可以运用，另一方面又很现实，这一点十分重要。

图1介绍了作物生产过程的图解模式，该模式反映了同化物形成及其在器官呼吸和生长间的分配等主要生理过程的相互关系。图解指出了单位面积群体生物量的一些数量。生物量是由进行光合作用的叶（Л）和不进行光合作用的地上器官——茎（С）、生殖器官（Г）、地下器官（П）其中包括根（К）组成的。起始生物量是作物的幼苗或者刚刚刈割过的多年生牧草的残茬。

需要的原始产物。

在生长过程中，细胞、组织和器官的形成都消耗同化物。部分同化物立即被利用，部分同化物储备起来，待到条件对生长更有利时再消耗，而另一部分则储存在贮藏器官之中。

在生长过程中，同化物还在器官间进行再分配，也因组织、器官的死亡和根系的分泌而损失。图中的箭头表明，在生殖器官旺盛生长的时期，它们从结束生长的叶片和茎秆获得部分同化物（再利用），随着蒸腾流还从根系获得部分同化物。在这一时期，随着蒸腾流而流出的有机物质可能比进入根系的同化物还多。结果，根系因碳水化合物储备的消耗而重量下降。

光 合 作 用

根据生产过程图解，单位面积群体的同化物积累速度决定于同化表面面积的大小、实际光合强度的高低和光呼吸损失的多少：

$$A_c = \Pi \overline{\Phi}_s (1 - \Pi_s) 0.68 - \Pi_T M, \quad (1)$$

式中：

A_c ——光合器官的日生产率，g（碳水化合物）/m²群体·昼夜；

Π ——叶面积，m²/m²群体；

$\overline{\Phi}_s$ ——作物群落的平均实际光合作用强度，CO₂/m²叶·d；

Π_s ——光呼吸消耗，占实际光合作用的份额；

Π_T ——暗呼吸消耗，g/g生物量·昼夜；

M ——总生物量, g/m^2 群体。

在早期的著作中, 学者们试图找出光合作用强度与作物生产力之间的关系 (Петрушевская, 1925; Чесноков, Базырина, 1932)。然而进一步的研究表明, 在正常条件下, 不同品种甚至不同种植株 1 平方米叶片在 1 小时或 1 天内所呼吸的二氧化碳数量大致是相同的。区别主要表现在品种和种的光合器官对照光、温度、水分状况等条件的敏感性不同。

由于光合作用多变, 内在本性复杂且与外界因子和作物群落结构有关, 因而对不同作物和品种的光合强度进行比较研究遇到困难。光合强度和生产力之间的关系被许多其他因子所掩盖。因此在多数著作中都提出了关于作物品种的光合强度与产量之间不存在重要关系的见解。产量的积累主要决定于同化表面的面积。

L. Evans 及其同事的研究 (1971) 表明, 小麦栽培类型与其野生近缘的区别在于叶片面积大, 但光合强度低。可见, 在小麦进化过程中, 叶面积和粒重的增大是与光合强度的降低相平行的。Ю. С. Карпилова 及其同事的著作 (1969) 指出, 豌豆、菜豆和其他作物在光合强度方面没有大的品种间的差异。据 З. Л. Климашевский 和 Р. И. Багаутдинова (1968) 的报道, 光合强度高的大豆品种所形成的产量低于光合强度低的品种。那些光合强度虽低但在短时间内能够形成较大叶面积的品种是比较高产的。

在用玉米优势杂交种和小麦所做的试验中 (Apel, Leman, 1967), 未发现在 CO_2 吸收强度与杂交种和亲本自交系的生产力之间有一定的关系。有时候, 杂交种和亲本类型的光合强度是一致的, 有时候, 杂交种在 CO_2 的吸收速度方