



国家攀登计划农业项目系列书

ZUOWU CHANLIANG
XINGCHENG
DE
SHENGLIXUE
JICHU

作物产量形成的生理学基础

姜成后 王学臣 主编

中国农业出版社



封面设计：胡金刚

ISBN 7-109-06656-8



9 787109 066564 >

ISBN 7-109-06656-8/Q · 377

定价：178.00 元

国家科学技术学术著作出版基金资助出版

国家攀登计划农业项目系列书

作物产量形成的 生理学基础

姜成后 王学臣 主编

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

作物产量形成的生理学基础/姜成后、王学臣主编.
北京: 中国农业出版社, 2000.12
(国家攀登计划农业项目系列书)
ISBN 7-109-06656-8

I. 作... II. ①姜...②王... III. 作物-生理学
IV. S311

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2000) 第 57624 号

中国农业出版社出版
(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)
(邮政编码 100026)

出版人: 沈镇昭
责任编辑 朱朝伟 范 林

北京科技印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行
2001 年 1 月第 1 版 2001 年 1 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 20.5

字数: 459 千字 印数: 1~600 册

定价: 178.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

主 编 姜成后 王学臣

副主编 许大全 王天铎

参加编写人员及通讯地址 (以姓氏笔画为序):

- 山 仑: 中国科学院水利部西北水土保持研究所, 陕西杨陵, 邮编: 712100
于 强: 中国科学院上海植物生理研究所, 上海, 邮编: 200032
王天铎: 中国科学院上海植物生理研究所, 上海, 邮编: 200032
王庆成: 山东省农业科学院玉米研究所, 山东济南, 邮编: 250100
王庆梅: 中国农业大学生物学院, 北京, 邮编: 100094
王华芳: 中国农业大学生物学院, 北京, 邮编: 100094
王忠孝: 山东省农业科学院玉米研究所, 山东济南, 邮编: 250100
王学臣: 中国农业大学生物学院, 北京, 邮编: 100094
王根轩: 兰州大学生物系, 甘肃兰州, 邮编: 730001
邓西平: 中国科学院水利部西北水土保持研究所, 陕西杨陵, 邮编: 712100
石师林: 中国农业大学基础科学技术学院, 北京, 邮编: 100094
卢从明: 中国科学院植物研究所, 北京, 邮编: 100093
许大全: 中国科学院上海植物生理研究所, 上海, 邮编: 200032
许长城: 山东农业大学农学系, 山东泰安, 邮编: 271018
许晓旺: 南京农业大学农业与生命科学学院, 江苏南京, 邮编: 210095
朱文珊: 中国农业大学农学系, 北京, 邮编: 100094
朱志华: 中国农业科学院作物品种资源研究所, 北京, 邮编: 100081
米国华: 中国农业大学资源与环境学院, 北京, 邮编: 100094
孙振元: 中国农业大学生物学院, 北京, 邮编: 100094
沈允钢: 中国科学院上海植物生理研究所, 上海, 邮编: 200032
花宝光: 北京农学院农学系, 北京, 邮编: 102206
汪 矛: 中国农业大学生物学院, 北京, 邮编: 100094
汪沛洪: 西北农业科技大学基础学部, 陕西杨陵, 邮编: 712100
张岁岐: 中国科学院水利部西北水土保持研究所, 陕西杨陵, 邮编: 712100
张会霞: 中国农业大学生物学院, 北京, 邮编: 100094
张更生: 江苏省农业科学院, 江苏南京, 邮编: 210014
张其德: 中国科学院植物研究所, 北京, 邮编: 100093
张荣铤: 南京农业大学农业与生命科学学院, 江苏南京, 邮编: 210095
张蜀秋: 中国农业大学生物学院, 北京, 邮编: 100094
张福锁: 中国农业大学资源与环境学院, 北京, 邮编: 100094
苏 佩: 中国科学院水利部西北水土保持研究所, 陕西杨陵, 邮编: 712100
李春俭: 中国农业大学资源与环境学院, 北京, 邮编: 100094
李 霞: 江苏省农业科学院, 江苏南京, 邮编: 210014
陈 华: 江苏省农业科学院, 江苏南京, 邮编: 210014

陈 珈：中国农业大学生物学院，北京，邮编：100094
杨佑明：中国农业大学农学系，北京，邮编：100094
杨 凯：中国农业科学院作物品种资源研究所，北京，邮编：100081
邹 琦：山东农业大学农学系，山东泰安，邮编：271018
陆 巍：南京农业大学农业与生命科学学院，江苏南京，邮编：210095
昌小平：中国农业科学院作物品种资源研究所，北京，邮编：100081
金之庆：江苏省农业科学院，江苏南京，邮编：210014
胡荣海：中国农业科学院作物品种资源研究所，北京，邮编：100081
周海鹰：中国农业大学基础科学技术学院，北京，邮编：100094
孟繁静：中国农业大学生物学院，北京，邮编：100094
郑湘如：中国农业大学生物学院，北京，邮编：100094
娄成后：中国农业大学生物学院，北京，邮编：100094
段留生：中国农业大学农学系，北京，邮编：100094
高亮之：江苏省农业科学院，江苏南京，邮编：210014
高辉远：山东农业大学农学系，山东泰安，邮编：271018
施森宝：中国农业大学农学系，北京，邮编：100094
徐楚年：中国农业大学农学系，北京，邮编：100094
贾君镇：中国农业大学农学系，北京，邮编：100094
黄占斌：中国科学院水利部西北水土保持研究所，陕西杨陵，邮编：712100
黄淑莉：中国农业大学生物学院，北京，邮编：100094
曹燕东：江苏省农业科学院，江苏南京，邮编：210014
景蕊莲：中国农业科学院作物品种资源研究所，北京，邮编：100081
韩玉珍：中国农业大学生物学院，北京，邮编：100094
韩碧文：中国农业大学生物学院，北京，邮编：100094
葛道阔：江苏省农业科学院，江苏南京，邮编：210014
焦德茂：江苏省农业科学院，江苏南京，邮编：210014
傅永福：中国农业大学生物学院，北京，邮编：100094
翟志席：中国农业大学农学系，北京，邮编：100094
薛青武：中国科学院水利部西北水土保持研究所，陕西杨陵，邮编：712100
戴新宾：南京农业大学农业与生命科学学院，江苏南京，邮编：210095

序 言

中国农业正面临着严峻挑战。用占世界 7% 的耕地，养活占世界 22% 的人口，而且，随着人口的增加和耕地面积的减少，中国耕地、水和农用矿产等资源短缺和需求增加的矛盾将更加尖锐。粮食问题将会成为中国经济发展和实现小康的严重制约因素。

(1) 中国作物实际的最高产量水平长期徘徊不前，作物的生产潜力没有得到有效的挖掘，这就需要对作物的光合作用、源库理论、发育控制及高产的遗传机理进行深入的研究，以指导育种与栽培技术的新突破。

(2) 中国的干旱、半干旱地区约占国土面积的 1/2 以上，有 2000 万公顷盐碱地尚待开发，中国农作物病虫害的发生相当严重，每年都给农业生产带来重大损失。因此，必须深入了解作物抗逆的细胞与分子基础，为提高作物的抗逆能力提供理论指导。

(3) 资源短缺与浪费严重。中国的水资源严重短缺，特别是担负中国粮食生产任务 65% 的华北、东北和西北，恰恰是中国最缺水的地区，迫切需要提高水资源利用效率。中国化肥利用率低，不仅限制作物产量的提高，而且造成严重的环境问题。据统计，中国氮、磷、钾尤其是氮的平均利用率比欧美发达国家至少低 10%~15%。因此，还需提高作物养分资源利用效率，挖掘作物活化和利用土壤及其它来源养分的潜力。

因此，为实现高产、高效和持续发展的农业生产，赶超国际先进水平，加深对作物产量形成机理及调控的认识，我们组织了参加“八五”国家攀登计划项目“作物高产高效抗逆的生理基础”、“九五”国家攀登计划预选项目“作物高产高效抗逆的重要生理学问题”和“八五”国家自然科学基金重大项目“华北平原节水农业应用基础研究”的主要研究人员撰写了《作物产量形成的生理学基础》一书。本书包括植物细胞信号转导、作物光合作用与作物抗旱和水分养分利用效率等方面的研究进展，与实现中国资源节约型农业发

展战略、降低农业成本、改善农业生态环境都有着密切的关系。

本书由6篇28章组成，各章自成体系。其中第一篇“光合作用篇”包括7章，侧重高光强引起的光抑制和水分胁迫对光合的不利影响，对品种间光合速率可能出现的差异和针对这些差异优选光合性能优越的品种的可能性与途径。重点阐述了代谢物转运蛋白对光合作用的调节作用，作物光合作用的光抑制，水分胁迫与光合作用，叶片光合功能期与作物生产潜力，水稻光适应特性与遗传改进，作物光合午休现象以及群体光合作用与产量等理论问题。第二篇“水分利用篇”包括7章，重点阐述了植物渗透胁迫调节基因表达的调控，根与气孔调节，气孔振荡与水分利用效率，气孔运动的机理，作物对于干旱的适应性，干旱下的成苗机理和抗旱育种的生理基础等研究进展。第三篇“营养利用篇”包括4章，主要内容为营养吸收、利用的生理基础，氮、磷的再利用，植物营养胁迫以及营养与作物抗旱性。第四篇“信息传递篇”包括2章，重点阐述了电波传递和化学物质（激素）的传递；电波传递在动物的神经传递中起重要作用为人所熟知，而植物与动物有许多共同之处，却鲜为人知；在五大植物激素之外，还有其它的生长物质，如赤霉烯酮等。第五篇“数学模拟篇”由作物生理生态过程的数学模拟，光合—蒸散耦合模型，水稻源—库关系的模拟，群体光合的数学模拟和水稻倒伏力学的模型等5章组成。数学模拟可以帮助人们根据生理活动的数量表现推测其微观机理，而在农业上则更多地是从其单个过程、单个器官或单株的行为通过数学方法来综合、预见其整体和群体行为。第六篇“栽培技术篇”由改进传统农业，持续提高单产，覆盖减耕和棉花纤维的人工培养3章组成。是从作物生理原理探讨传统农业有哪些优良传统应该保留与发扬光大，而从其局限性看走向现代农业应该根据什么原则，并就某些栽培措施（育苗移栽、覆盖栽培）介绍植物生理基础知识的实际运用；棉籽体外培养虽然成本过高，离用来生产棉花纤维还远，但是了解各种培养条件对棉花纤维生长的影响，对了解棉花纤维在棉株上的生长会有许多启发。

阅读一下本书可以看到，虽然经过多人多年的研究，看到了新的现象，或对一些现象提出了新的解释，但是许多现象还有未能完全解释之处；或者在回答了某些问题之后，又产生了更多的新问题，要研究的问题还很多。本书是中国论述作物产量形成机理的第一部专著，在内容上、科学性和逻辑性上以及编排上都可能出现错误和不妥之处，敬请各位专家和读者给予批评指正。在本书编写过程中，参阅了大量国内外文献资料，限于篇幅，不能一一列出，在此表示感谢！

最后，本书编者对国家科技部、国家自然科学基金委员会对我们科研项目的资金支持，中国农业出版社对此书编辑出版工作的鼎力支持，一并表示衷心的感谢！

编 者

2000年10月于北京

目 录

序言

绪论	1
----------	---

第一篇 光合作用篇

第一章 代谢物转运蛋白对光合作用的调节	7
---------------------------	---

1. 前言	7
2. 质体内(被)膜的转运器(translocator)	8
3. 在亚细胞分室间还原当量和 ATP 的运输	16
4. 参与光呼吸代谢的亚细胞分室之间的代谢物运输	19
5. 光合产物从叶肉细胞到筛管的运输	20
6. 结语	21

第二章 作物光合作用的光抑制	27
----------------------	----

1. 前言	27
2. 光合机构的光破坏	28
3. 光合机构的热耗散	29
4. 光合机构对光破坏的防御方式	31
5. 光抑制与光破坏的关系	34
6. 结语	34

第三章 水分胁迫与光合作用	39
---------------------	----

1. 前言	39
2. 气孔与非气孔效应	39
3. 叶绿体的光能吸收	41
4. 电子传递率与磷酸化	42

5. 光合碳同化	44
6. 水分胁迫的敏感部位	44
7. 结语	46
第四章 叶片光合功能期与作物生产潜力	52
1. 前言	52
2. 光合功能变化的进程	52
3. 可逆的与不可逆的功能衰退	55
4. 衰退进程的环境调控	58
5. 结语	60
第五章 水稻光适应特性与遗传改进	64
1. 前言	64
2. 水稻高光适应的生理基础	65
3. 水稻低光适应的生理基础	65
4. 水稻高、低光适应的遗传改进途径	66
第六章 作物光合午休现象	70
1. 前言	70
2. 限制部位的区分	70
3. 气孔限制	72
4. 非气孔限制	72
5. 结语	74
第七章 群体光合作用与产量	77
1. 前言	77
2. 玉米群体光合速率的测定	77
3. 玉米群体光合特性	78
4. 玉米群体光合的影响因素	79
5. 群体光合与产量及有关的生理参数	81

第二篇 水分利用篇

第八章 植物渗透胁迫调节基因表达的调控	87
1. 前言	87
2. 决定植物耐受渗透胁迫的条件	87
3. 渗透胁迫调节基因	88

4. 渗透胁迫信号的感知和转导	89
5. 渗透胁迫调节基因的转录调节	90
6. 渗透胁迫调节基因的转录后调控	92
7. 渗透胁迫调节基因的功能研究	92
8. 结语	93
第九章 根与气孔调节	95
1. 前言	95
2. 大田作物的水分消耗	95
3. 根与气孔是供销水分的关键	97
4. 气孔调节的机理	99
5. 根系对气孔运动的遥控	101
6. 结语	104
第十章 气孔振荡与水分利用效率	106
1. 前言	106
2. 光合振荡的发现	106
3. 气孔振荡的发现	107
4. 植物水分输导的 RLC 电路模型	107
5. 气孔振荡的特征	109
6. 气孔振荡对水分利用效率的影响	112
7. 结语	115
第十一章 气孔运动机理	118
1. 前言	118
2. 气孔的结构特点	118
3. 气孔对环境的反应	120
4. 气孔运动的机理	123
5. ABA 对气孔运动的作用机制	125
6. 细胞骨架与气孔运动	129
7. 结语	132
第十二章 作物对干旱的适应性	135
1. 前言	135
2. 对干旱反应的不同类型	136
3. 复水后的补偿效应	138
4. 适应性的种间差异	139
5. 增强适应性的技术	140

6. 结语	142
第十三章 干旱下的成苗生理	145
1. 前言	145
2. 种子成苗阶段的抗旱性特点及需水敏感期	145
3. 种子成苗过程中水分与生长代谢的协同性	147
4. 结语	153
第十四章 抗旱育种的生理基础	155
1. 前言	155
2. 抗旱育种的发展趋势	155
3. 抗旱育种的生理指标	156
4. 抗旱亲本材料的筛选技术	161
5. 结语	162

第三篇 营养利用篇

第十五章 营养吸收、利用的生理基础	167
1. 前言	167
2. 养分吸收效率与利用效率	168
3. 养分吸收效率、利用效率变化的生理基础	169
4. 养分吸收效率与利用效率的衡量指标	170
5. 结语	171
第十六章 氮、磷的再利用	174
1. 前言	174
2. 小麦籽粒发育期器官间氮、磷的再利用	174
3. BA 对氮、磷再利用的调节	177
4. 结语	178
第十七章 植物营养胁迫	180
1. 前言	180
2. 根系养分吸收的调控	180
3. 对缺铁的反应性	182
4. 结语	185
第十八章 营养与作物抗旱性	189
1. 前言	189

2. 水分关系与营养	190
3. 生长响应	192
4. 气体交换	192
5. 产量与水分利用效率	194
6. 结语	196

第四篇 信息传递篇

第十九章 电化学波传递	201
1. 前言	201
2. 电化学波传递	201
3. 胆碱能系统	207
4. 运动蛋白	208
5. 电化学波的生理效应	208
6. 乙酰胆碱与植物生长调节物质	210
7. 结语	210
第二十章 玉米赤霉烯酮	214
1. 前言	214
2. 分布与运输	214
3. 在成花中的作用	215
4. 在提高植物抗性中的作用	217
5. 与其它植物激素的关系	217
6. 作用机理与受体	218
7. 结语	219

第五篇 数学模拟篇

第二十一章 作物生理生态过程的数学模拟	225
1. 前言	225
2. 数学模型的层次与尺度	226
3. 叶片的光合与蒸腾	227
4. 群体的光合与蒸腾	233
5. 根系生长与土壤水势关系的模拟	235
6. 冠—根间关系的模拟	237
7. 结语	240

第二十二章 光合—蒸散耦合模型	243
1. 前言	243
2. 光合模型的研究进展	243
3. 蒸散模型的研究进展	244
4. 水稻光合—蒸散耦合模型	245
5. 蒸散量与水分利用率	246
6. 模型的验证	251
第二十三章 水稻源—库关系的模拟	253
1. 前言	253
2. 水稻源能力的模拟	253
3. 水稻库能力的模拟	255
4. 源、库比	257
5. 结语	257
第二十四章 群体光合的数学模型	260
1. 前言	260
2. 水稻抽穗灌浆期的群体光合	261
3. 水稻分蘖拔节期的群体照光与光合量	266
4. 水稻品种、株型特性与环境	268
第二十五章 水稻倒伏力学的模型	270
1. 前言	270
2. 模型的建立	271
3. 模型的分析	275
4. 结语	278

第六篇 栽培技术篇

第二十六章 改进传统农业，持续提高单产	283
1. 中国传统农业的特点	283
2. 中国农业生产的概况	284
3. 依靠集约经营的农业现代化	285
4. 结语	288
第二十七章 覆盖减耕	290
1. 前言	290

2. 免耕土壤的良好孔隙性状	290
3. 免耕的调温效应	293
4. 免耕的节水效应	295
5. 免耕的生物效应	296
6. 免耕的培肥效应	297
7. 结语	298
第二十八章 棉花纤维的人工培养	301
1. 前言	301
2. 纤维细胞分化机理	302
3. 培养条件下棉花纤维的生长发育	305
4. 结语	308

绪 论

自新中国成立以来，中国大田作物生产靠采纳现代的先进技术，发扬固有的优良传统，在人均耕地少的处境下，能做到粮食自给，受到举世瞩目。从中国对粮食的需求和全世界农产品供需关系的前景看，食与用的消耗都在与日俱增，而农业所需的水土资源却常被过度利用甚至遭到破坏；处在国计民生基础地位的农业生产为了满足国内外日益增长的需求，必须全力以赴，预事筹谋，这已得到大家的共识。当务之急是农业必须向现代化与多样化迈进，在继续提高单位耕地面积粮食产量的前提下，为提高劳动生产效率、合理利用资源、提高产品质量，以适应社会主义市场经济而努力；同时，农民的收入也应该大幅度提高。

1. 农业资源的合理利用与保护

农业生产是非常复杂的以利用可再生资源为主的产业，其中如太阳能、水、 CO_2 等资源虽是取之不尽、用之不竭的，然而其分布与组合因地而异，而且在再生中会发生改变。不同的资源情况要用不同的品种特性来适应和利用，有些资源（如水、土、物种）的变动可以借人为措施加以调整。利用得当，可以改善；处理失误，就会衰退。因此，处理好天时、地利、人和、物种之间的关系，都离不开科学原理。现代植物生理学科对各类作物在其生长与产量形成的各个时期所需的光、温、气、水、肥、土等环境条件和它们的类别与数量，大体上已经探明；对它们在植物营养代谢、生长发育中所起的作用也有所了解。因此，在田间作业革新中，这些生理知识对自然资源特别是水资源的合理利用和肥料与化学燃料的节约投入，以及产品质量的提高都能起指导作用；并且还可用于设计各种设施（如温室、大棚）与精巧技术（如无土栽培、组织培养），可在很大程度上摆脱季节和地区限制。然而种植粮食作物的广阔田野中，“天时”造成的暴风骤雨、干旱淹涝、寒流热浪等，“人和”对之尚难控制，只能根据气象预报有所防范，不能完全摆脱“靠天吃饭”的局面。不过，我们祖先为提高作物生产，从公元前 2 世纪起，历代都曾兴修大型水利工程，开渠、筑坝、挖掘河道、调动水源，以达到扩充耕地面积、稳定大田产量、缓解旱涝灾害之目的，历史已有明鉴。

中国农业发源于半湿润的华北地区和半干旱的西北地区，在长期的生产实践中，因地制宜，针对土地资源中水肥匮乏的特点，逐渐建立了有效的“精耕细作”的制度：开