

小麦开花后产量形成的动态协调的逻辑分析

——兼论作物产量形成的动态协调研究

黄金龙 郑丽敏 冯利平

(中国农业大学植物科技学院,北京 100094)

摘要: 作物高产问题的研究,重要的是要从整体上分析产量形成过程,并协调各过程,使之实现高产。为解决各过程的协调问题,本文提出了“作物最佳生长发育路线”的概念及生长发育路线“好坏”的评价标准。据此,提出研究作物产量形成的动态协调的思路和步骤;并以小麦开花后的分析为例,建立了动态协调的逻辑分析框架,给出小麦生长后期“最佳生育路线”的具体设计分析过程。同样,利用分析框架也可处理育种目标的制定和亲本的选配等问题。

关键词: 作物; 产量形成; 动态协调

中图分类号: S51; S3

1 产量形成的动态协调问题

作物产量的形成是一个复杂过程,涉及到光合作用,生物量的积累和分配,根、茎、叶和穗等器官的生长和发育的完成,水分、无机元素的吸收、转移和利用,以及植物体内各器官间物质和信息的传递、再分配等过程。长期以来,人们从不同的角度、不同的层次对作物产量形成进行了研究,使得对产量形成过程的认识逐步深化。

1923年英国育种学家 Engledow 提出了发育研究法,不少学者如片山、松岛等人在此基础上作了补充和发展。发育研究法将作物的产量分解为产量构成三因素,即:产量=穗数×单穗粒数×单粒重量的角度分析产量的形成,为人们直观地分析产量结果提供了便利。但是,它忽略了作物产量形成与物质生产过程的直接联系,因而也难以分析产量的形成过程。

Gregery 和 Blackman 提出了生长分析法,Watson 等人将其发展。生长分析法与光合作用这一生理功能密切结合,把植株中干物质的增长过程,作为作物产量形成的中心问题进行研究。Nichiporovich 于1954年提出了生物学产量和经济产量的概念。1966年我国学者归纳了光合性能五因素及其与经济产量的关系,并表达为:经济产量=(光合面积×光合时间×光合能力-呼吸消耗)×经济系数。经过不断发展,形成了光合性能理论。这一理论从机理上说明了产量形成的动力学基础,而且使产量形成过程与环境、措施的联系更加密切,但是没有动态地描述产量形成过程中的光能转化、物质积累、分配等问题。

关于物质的积累与分配问题,Mason 和 Maskell 提出了源库理论,自60年代以后,在植物生理学的物质运输机理研究的基础上,源库理论得到快速的发展。这一理论从物质的积累、分配和运输的角度分析产量的形成过程,为进一步从生理机制分析产量的形成提供了思路和方法。

作物模拟研究法是将“大气-作物-土壤”作为一个连续系统,在已有作物生育及产量形成的认识基础上,综合有关学科大量的研究成果,对作物的光合生产、生长发育、器官建成和产量形成过程构建数学模型,然后在计算机上进行动态的定量处理作物生长发育与产量形成过程的模拟研究。自60年代C. T. de Wit和W. G. Duncan开创性的工作以来,这一研究方法得到不断的发展和应用。特别是80年代以后,作物模拟研究在深度与广度上同时发展,并开发了多种作物的模拟模型,取得较大的进展。作物模拟研究具有机理性、解释性、动态性和综合性强的特点。

作物高产的实现,重要的问题是要处理高产群体结构的合理变化,即是要处理好产量三要素形成的各过程相互关系之间的动态协调问题。因为,产量越高,各过程的状态之间关系的变化范围越小(即描述各过程状态的数值变化范围小,相互之间的数值关系描述得更为严格);而产量低,则各过程的状态变化数值范围就可以大些(即它们之间的数值变动范围可以粗略些)。因此,作物高产就是要解决作物产量形成各过程之间如何进行动态协调的问题。

这一问题的提出是源于我们研究运用多学科的知识,按工业设计的思路,设计作物生产管理的综合优化方案问题时的自然延伸。例如在设计中自然提出:作物生育过程中,如何衡量生长发育的好坏?群体结构动态变化怎样才合理?在高产条件下,各过程动态变化的可调范围多大?或气候、或水、或养分、或兼而有之,对不同生育阶段结构的影响有多大?依据天气、土壤含水量趋势预测信息,如何对生产作出对策性的管理方案?如何进行节水、节肥管理?等等。而若能进行动态协调的研究,将有助于对这些问题的认识。因此,这一问题的解决,无疑对指导作物生产管理和指导实现育种目标的较优方案的产生具有很大实际意义;若能构造动态协调的逻辑框架,则在处理作物高产问题时使我们思维能在较严密的逻辑关系上进行考察;同时,动态协调问题的解决,对实现最佳生育路线的设计,促进“设计农业”的发展也具有重要意义。

2 作物产量形成的动态协调研究的基本思路

正如上述,作物产量形成研究是一个逐步深化的过程:从产量构成三因素法、光合生产与作物生长分析法的结合,到源与库关系的研究,对作物生产和育种是具有一定指导意义的。作物模拟模型的研究,把产量形成过程进入到“定量”、动态的描述,即以能量和物质积累、转化守恒原则出发,来描述作物生长发育过程;并把光能转化为同化物的效率,同化物分配到各器官和同化物在各器官的积累与再转移的过程,与作物品种特性和田间的生态因子相联系。因此,模拟模型是比较综合的从整体上反映了产量形成、作物形态的发生、发展变化过程,是我们目前对作物的自然性方面较完整的描述。这些为我们进行动态协调研究和人工性研究(力图贯彻人的意图)提供了知识背景。

解决动态协调问题的前提是如何评价生长发育的“好坏”(从人的意图看)和评价标准是什么的问题;其次是根据评价标准如何进行动态协调各过程之间的关系,使之实现最优的生育路线(贯彻人的意图)。这就是我们试图从现有的认识水平上进行作物高产的理论探索。

我们把能充分发挥品种和生态环境资源生产效率的生产称为“最佳生产”,而最佳生产时的作物生长发育过程称为“最佳生长发育路线”。因此,高产条件下群体结构的合理变化研究,或者说产量三要素形成的各过程之间的动态协调研究,就可以转化为寻找最佳生长发育路线的研究。

由最佳生育路线的概念得到,作物在整个生育过程中可以用光能的有效吸收和转化的多少作为评价“好坏”的标准,或者说可以用在生产过程中的各种资源的合理组合利用所能发挥的综合生产效率的大小作为评价的标准。

按照评价标准,对作物产量形成各过程进行动态协调,实现最佳生育路线的基本思路为:

①利用已有的生理、生化、生理生态、育种、栽培等的知识和模型,描述产量形成中各过程之间动态的“定量”的相互关系;

②按照能量、物质的转化、守恒原则和控制论中的目标分解方法(“分段控制,逐步逼近”)的思路构建产量形成过程动态协调的逻辑分析框架,以求解作物生产过程中的最佳生长发育路线;

③为便于逻辑分析框架的构建和复杂系统的分析,框架按三个层次构建:第一层次为作物生长发育受气候因子影响下的情况;第二层次为作物生长发育受气候、水分影响下的情况;第三层次为作物生长发育受气候、水、养分影响下的情况。

④利用计算机上构建的各过程动态协调分析框架,研究实现高产、稳产的条件。

⑤利用计算机上构建的框架,分析育种目标的制订和育成高产品种可能实现的途径。

⑥实验验证和田间试验设计的研究。

3 小麦开花后产量形成的动态协调的逻辑分析框架

小麦开花后的动态协调分析,具体的是指:假定小麦生产是在仅受气象条件制约,而不受肥、水的制约,且生产管理合适下,通过对籽粒产量形成和群体产量形成过程的相互关系分析研究,回答在开花时小麦群体应该处于怎样的状态才是最佳生育状态——单位面积的穗数、单株粒数、叶面积、叶干重、茎干重、根干重等的数值范围和灌浆过程的状态变化;也就是通过灌浆期各过程的动态协调分析看,从开花到籽粒成熟这一生育期内的“最佳生育路线”是什么的问题。具体的逻辑分析框架构建如下。

3.1 已知的条件包括有

①品种特性及其生理生化过程受温度等影响的关系——高产条件下群体的产量及其产量结构(穗、粒、重范围)、比叶重常数、比茎重常数、同化物向各器官的分配系数、发育速率、叶面积衰亡的相对速率、籽粒的生长速率等,以及这些生理生化过程受温度等影响的关系。

②生殖生长期内的气象条件(特别是温度、辐射)及纬度、海拔等。

3.2 要求解决的问题 通过群体、籽粒产量形成中各过程间的动态协调,分析出开花后生长状态变化的优化过程,进而求解在开花时,群体应在什么样的状态,开花后生长过程才能充分发挥作物品种和气象资源的生产效率。

3.3 动态协调分析框架

①在开花时单位面积上最合适叶面积 $ALV(0)$ 和产量的估算:由作物生育模拟模型的关系可以导出单位面积上贮存器官成熟时的重量 WSO 表达为:

$$WSO = \sum_{\text{开花}}^{\text{成熟}} GSO(i) = PCNT_{\text{■}} / (CRGCR - CPGSO \times 0.682) + WIR(0) \times 1.111 / (CRGCR - CPGSO \times 0.682) \quad (1)$$

式中: $GSO(i)$ 是开花后第*i*天的单位面积上贮存器官的日增重;

$WIR(0)$ 是开花时茎中贮存的可供再分配用的淀粉量;

$CRGCR$ 为生成单位重量贮存器官所需的葡萄糖量;

$CPGSO$ 为生成单位贮存器官重量时的生长消耗所放出的 CO_2 量; $PCNT_{灌}$ 是从开花到籽粒成熟时的净光合产物,且

$$PCNT_{灌} = \sum_{\text{开花}}^{\text{成熟}} (PCGW(i) - RMCR(i) - RGCR(i)) \quad (2)$$

式中: $PCGW(i)$ 为单位面积上冠层的总光合作用,该量与当天的叶面积、温度、辐射强度等有关; $RMCR(i)$ 为第 i 天维持呼吸放出的 CO_2 量,且

$$RMCR(i) = RMLV(i) + RMST(i) + RMRT(i) + RMSO(i) + RMMA(i) \quad (3)$$

其中: $RMLV, RMST, RMRT, RMSO, RMMA$ 分别为叶、茎、根、贮存器官和植株代谢维持呼吸消耗能量时放出的 CO_2 量。

$RGCR(i)$ 为第 i 天生长呼吸消耗放出的 CO_2 量,且

$$RGCR(i) = RGSO(i) + RLSR(i) \quad (4)$$

其中: $RGSO(i)$ 为贮存器官生长消耗放出的 CO_2 量, $RLSR(i)$ 是茎中贮存淀粉转移到籽粒去的过程中消耗折合放出的 CO_2 量。

由(1)式看到,贮存器官重量 WSO 由两部分组成:第一部分,取决于净光合作用 $PCNT_{灌}$ 的大小;第二部分 $WIR(0)$ 取决于作物营养生长期形成的群体大小。当品种特性,气象条件给定时,(1)式量值的大小主要取决于开花时叶面积大小和叶的衰亡过程的变化规律。因为当给出各器官的干物质分配系数,比叶重常数等,即可以估算出:给定不同大小的叶面积,可以对应有不同大小的 WSO 。而且随着叶面积增大(即群体增大), WSO 也增大;当超过某一值后, WSO 反而下降。于是在设定的条件下,可以估算出某一最合适叶面积值 $ALV(0)$,使之达到高的产量(即能量转化、积累,最有效)。由最适叶面积可以反算出群体的叶重、茎重、根重以及茎贮存物量等。即在满足生物学特性条件下,由能量利用大的原则,估算出开花后的群体部分状态变量的值。

②单个籽粒重量及单位面积粒数的估算:设生殖生长期的发育速率为 DRR ,而灌浆天数为 GFP

$$GFP = 1 / (1.33 \times DRR) \quad (5)$$

在灌浆期的最小灌浆速率 $GGRMN$:

$$GGRMN = WGRMX / GFP \quad (6)$$

式中 $WGRMX$ 是籽粒成熟时已充实或未充实籽粒重量平均的最大值,可以实测得到。籽粒的最大灌浆速率为 $GGRMX$:

$$GGRMX = 2 \times GGRMN \quad (7)$$

籽粒平均重 WGR 估算:

$$WGR = \sum_{\text{求和}}^{\text{灌浆期}} GGRMX \times AFGEN(GGRT, TPAA) \quad (8)$$

式中 $AFGEN$ 为内插生成函数, $GGRT$ 表示温度影响籽粒相对灌浆速率系数, $TPAA$ 表示当天的实际气温。估算 WGR 还可以应用其它方法,如:籽粒从籽粒建成,灌浆期、成熟期,三个阶段各自的平均籽粒日增重及增重受温度影响关系已知,则可以估算出单个籽粒的平均重量。由贮存器官重量 WSO 和籽粒重,可估算出单位面积的籽粒数 NGR 。

③开花时的茎重、叶重、根重估算:由上述估算出的开花时的合适叶面积 $ALV(0)$,再由比叶重和各器官的干物质分配系数可以估算出开花时的叶重 $WLV(0)$ 、根重 $WRT(0)$ 、茎结构物重 $WST(0)$ 和茎中贮存的淀粉量 $WIR(0)$ 。

④单株产量及穗数、单株茎重的估算

显然,千粒重 $=1\ 000\times WGR$ 。

由品种特性,已知单株粒数在 $(n_0^{\downarrow}, n_0^{\uparrow})$ 范围内,所以单株产量应在 $(WGR\times n_0^{\downarrow}, WGR\times n_0^{\uparrow})$ 范围内。由重量 WSO ,可以估计出单位面积穗数范围为 $(Y_0^{\downarrow}, Y_0^{\uparrow})$,其中 $Y_0^{\downarrow} = WSO/(WGR\times n_0^{\uparrow})$, $Y_0^{\uparrow} = WSO/(WGR\times n_0^{\downarrow})$ 。相应的单株茎重应在 $(WST(0)/Y_0^{\uparrow}, WST(0)/Y_0^{\downarrow})$ 范围内。

⑤单株茎重与单株粒数间存在一定的关系;而且群体要茁壮的成长,单株茎重也需大于某一值。这些是我们在估算各状态量时也应满足的约束条件。

⑥上述用不同途径分析得到的开花时的状态变量值以及灌浆过程中的状态变化,一方面要符合生物学特性,另一方面,其数值范围要大致相容。否则要认真考察分析过程是否合理、参数选择是否存在问题等等,提出改进办法后再进行重新分析。在上述分析完成后,则籽粒灌浆过程的状态已基本清楚,而开花时的状态也已基本上给出。由上述的穗数、粒数范围,在给定气象条件下,再进一步通过穗形成、粒形成过程分析,给出适合于给定条件下的较确定的穗数、粒数值。

4 讨论

①作物生物学特性可以说是相对简洁的,而作物具体的生长发育过程是多姿多彩、多变而难于预料的。其原因是环境条件的多变、善变。因此,在开始进行动态协调研究时,a.由于试图简化环境的影响,所以仅讨论气象因素的影响;b.由于要分析气象条件对协调分析结果的影响,所以先固定气象条件(即可以按典型的分类给出)。在这样简化下,可以比较清楚地分析作物生物学特性表现的规律;然后再进一步复杂化环境条件,再进一步认识生物学特性的变化状况。

②由于作物表现的复杂性,难于完整的严谨的进行逻辑分析。因此,我们根据现有的认识水平,重点要处理好逻辑的考察作物问题。为此,要构建一个逻辑框架,对各过程之间的相互联系、相互制约进行动态的“量化”分析,从而由“数量”关系说明作物生产的整体问题。因此,研究重点之一是探索框架的构建问题,而对各过程间关系的描述不作论证,这由各专业深入研究;重点之二在于训练综合运用知识,较为严谨的进行分析整体问题的思维方法,而逐步改善传统的思维方式。

③要进行动态协调的数量分析,有待很多参数、常数的估算和测定。其中,有些可以从已有的生理生化、生理生态书刊及实验报告中查到;有些可以从已有的数据、经验,进行分析估算出。但要验证框架,改善提高框架,还要结合框架进行必要的基础性实验研究。

孙其信、张爱民、梁振兴、彭惠茹、张录达等同志亦参加本研究工作。

参 考 文 献

- 1 黄金龙等. 小麦生产系统研究. 北京农业大学出版社,1994

- 2 朱德峰等译. 几种一年生作物生长的生理生态过程模拟. 中国农业科技出版社, 1991
- 3 赵明等. 论作物产量研究的“三合结构”模式. 北京农业大学学报, 1995, 21(4): 359~363

Logical Analysis on the Dynamic Coordination of Yield Formation for the Post-anthesis of Wheat

——Studies on the Dynamic Coordination of Crop Yield Formation

Huang Jilong Zheng Limin Feng Liping

(College of Plant Science and Technology, CAU, Beijing 100094)

Abstract: The important aspect in studying the high yield problem is to analyse the yield formation processes in whole and to coordinate each process. To solve the problem of coordination of each process, the concept of optimum growth routine of crop and the criteria for evaluating the crop growth routine were proposed. The study strategy and steps were proposed according to the concept and criteria. As an example, the logical analysis frame of dynamic coordination was established for the post-anthesis of wheat. Based on the frame, the detailed analysis process of the optimum growth routine for the post-anthesis of wheat was given. Also, some problems such as drawing up breeding objectives and selecting parents could be treated with the analysis frame.

Key words: crop; yield formation; dynamic coordination