

论作物源的数量、质量关系及其类型划分^①

赵明^② 李少昆 王志敏 王树安
(农学系)

摘要 从源的数量、质量角度分析作物增产的途径后指出,作物增产是沿着由源的数量增加向着数量、质量并重和以质量改善为主的方向发展。为进一步提高产量,现阶段应加强对源质量重要性的全面认识。光合速率值、光合速率高值持续期和光合对环境适应力等可作为衡量源质量的生理指标。鉴于作物基因型在源的数量、质量生理特性方面表现出的多样性,则开展不同基因型源数量、质量类型分类,选配源数量、质量高度协调的品种是非常必要的。

关键词 作物; 增产途径; 源; 质量; 数量; 类型

中图分类号 S513

Exposition on Genotypes Classification and Relationship Between Quality and Quantity of Crop Source

Zhao Ming Li Shaokun Wang Zhimin Wang Shu'an
(Dept. of Agronomy)

Abstract The way of increasing crop yield has been evolved from increasing quantity and both quality and quantity to improving quality of source. In order to further raise the yield, a clear and overall understanding of importance of source quality should be enhanced, photosynthetic rate, higher photosynthetic rate sustained phase and photosynthesis adaptability to environment. As a result of genotypes' diversities on quality and quantity of source, it is necessary to select those varieties with highly coordinated property between quality and quantity of source based on the classification of different genotypes sources in terms of quality and quantity.

Key words crop; yield increased; source; quality; quantity; types

作物产量的形成是一个十分复杂的过程,因此从多角度、多途径的研究相应地形成了多种理论体系。赵明等(1994)^[1]在总结了其中三个主要理论——作物产量构成(crop yield component)、源库学说(source-sink)及光合性能(photosynthetic characteristics)——的特点及它们之间内在联系的基础上,明确提出三理论有机结合的作物产量研究源库性能“三合结构”模式。该模式是以源库理论为主体,源与光合性能理论相连,库与产量构成理论相连,以

收稿日期: 1996-09-02

①国家自然科学基金资助项目 39670439

②赵明,北京圆明园西路2号中国农业大学(西校区),100094

流(物质、能量、信息)联系着有关性状构成产量形成过程的网络关系,并根据系统分析观点,将模式划分为一级、二级和多级结构。在该模式二级结构层中,将源库诸性状划分成数量型与质量型性状。其中,光合面积、光合时间为源的数量型生理属性,而光合速率、呼吸速率为源的质量型生理属性^[1]。在作物产量不断提高的过程中,明确源数量、质量两类性状间的关系,质量型性状在增产中的作用和从源的数量、质量角度对基因型分类等对于指导作物栽培及育种均是有意义的,这也是作物产量生理学面临的重要理论问题。为此,本文在这方面进行了初步探讨。

1 作物产量水平的提高与源库数量、质量的关系

按“三合结构”模式分析作物进化和作物产量提高的过程可见,作物增产的途径是由沿着增加源的数量向着改善质量性能的方向发展。就源数量的重要性而言,早在40年代Watson就明确指出了作物的生长与叶面积有关,而与净同化力无关^[3]。在作物进化研究方面,Evans^[4]曾指出从野生小麦到栽培小麦的进化趋势是叶片由小而厚到大而薄的方向发展,其最高光合速率表现出野生小麦高于栽培小麦。Duncan和Hesketh^[5]通过对古代到现代玉米杂交种(22个)的测定发现,经过几世纪,玉米的光合速率并没有增加。相应,通过提高叶面积指数增加作物产量在生产实际中已成普遍事实。本文认为这种以增加叶面积这一源的数量为主来提高产量水平的时期属于增产的初级阶段,一般发生在叶面积指数不足和产量水平相对低条件下。张荣铨^[6]在分析Watson的著名实验后指出,当时在Watson所进行的研究中,大麦和小麦的叶面积指数大约只有2~3,而饲用甜菜在稀植情况下,差不多呈单株状态,其叶面积指数充其量最多也不过2~3。在这种条件下如何更多地截获光能比之提高光能转化效率显然更为重要,亦即增大叶面积的作用比提高光合速率对于干物质生产的影响更大。在该阶段,从进化角度看,作物是通过占据更多的空间来提高竞争能力。从人工选择角度看,以往人工选择的目标主要放在了作物的叶面积及其形态、农艺性状、生育期、抗性和收获指数等方面。并没有把改进光合器官的结构和功能与上述选择目标结合起来。相应的是,在同期的许多研究中出现光合速率与产量无相关或负相关的结果是可以理解的。而在生产条件较好、产量水平高且具有良好冠层的群体中,许多测试报道认为产量的增加有赖于光合速率的进一步提高^[7,8]。同样,库性能也有随作物的进化和产量水平的提高,从以数量增加向质量改善的方向过渡和发展的趋势。如Austin(1989)曾报道,在英国近年的小麦品种更换过程中,总干物质生产量没有增加,而由于收获指数的提高而促使了产量的增加^[9]。再进一步提高产量人们则更加注意到了在一定数量库的前提下,提高库质量的问题。因此研究产品器官的退化,败育和加速库的充实机理,是探索进一步挖掘产量潜力的重要途径。由此可见,随着产量水平不断提高,源库数量性能潜力的不断被挖掘,作物则主要以不断的改善源库质量性能来适应更高的产量目标。

由“三合结构”模式分析作物产量提高和作物进化过程,在此我们进一步将产量提高过程与源库性能变化趋势的关系归纳于表1。

表1 作物产量提高过程中源库性能变化趋势

项 目	产 量 提 高 过 程			
源变化特点				
阶段划分	I 数量性能的提高	II 数质空间调节	III 质数时间调节	IV 质量性能提高
基本特点	主要以提高叶面积为主	株型改善,进一步提高单位可容纳叶面积和群体的光合作用	维持全日和后期的光合高值持续及叶面积持续	在适当源数量基础上的以提高光合速率、减少呼吸消耗和加速运转效率为主而达到增产
库变化特点				
阶段划分	I ①群体库量增加	I ②个体库量增加	I ①库发育质量增加	II ②单库强度增加
基本特点	主要以增加单位面积的群体库数量	以增加个体植株和齐茎的库发育数量(如分化的数量)	提高发育质量减少退化与败育	增加单粒的发育和充实
源库平衡	库的性能的提高和挖掘优于源,导致经济系数的不断提高,源限制,库限制,源库限制(因环境和基因类型而异)			

表1所归纳的为一般作物产量提高过程中源库的变化特点,但在实际中各阶段的发展不是独立的,存在着不同程度的重叠和交叉,也会出现顺序差位等特殊情况。但总的趋势是:随着产量水平不断提高,源库数量性能的不断挖掘,不论是作物自然变化过程,还是人为选择,作物主要是以不断的提高源库性能的质量因素去达到更高的产量目标。因此,这就需要作物栽培与育种的工作有目的适应这一发展趋势,在充分保证源库数量因素的基础上,突出质量因素,以作物机能的提高为主攻方向,以源库高性能协调为高产和超高产技术指标来推进作物的生产,使作物产量跨入一个新的水平阶段。

2 对源质量性能的认识

作为物质生产的源,其质量性能高低的重要指标是光合速率或净同化率值的大小。然而对源质量的认识本文认为还需注意以下几个方面。首先在作物生产中,光合速率与源诸多数量型性状(如光合面积、光合时间)和其他质量型性状(呼吸消耗)是共同配合发挥作用的。光合速率对产量作用的大小与其他因素的配合有关,因此要注意对源数量、质量型性状进行全面的分析。以往关于光合作用与产量的关系,许多研究者已进行了大量的工作,对于二者之间可能存在的正相关、负相关和无相关三种结果都已被大量的试验所佐证。矛盾的结果除了表明物质生产及产量与光合速率是处于两个不同层次的内容,且二者之间存在着复杂关系外,更重要一点是物质生产是光合速率与其他因素相互配合及相互作用的结果。此外,在以往对二者之间关系的研究多局限于简单相关分析,其仅表明两性状间的表面关系,而由于涉及产量形成的诸多性状关系错综复杂,使得这种简单相关分析带有一定的片面性。Moss和Musgrave^[10]、Nelson等^[11]也曾提出单因子的简单相关难以得到肯定的结论。秋山侃等在注意到了叶面积影响的情况下,在等叶面积下研究了光合速率与物质生产关系,结果表明二者

呈正相关^[12]。大野义一^[13]用标准偏回归系数计算出水稻光合效率及叶面积对物质增长的贡献率分别为30%和70%。韩庚成^[14]用15份玉米材料试验认为光合速率对玉米籽粒产量的贡献占近40%，而叶面积占60%。近年我们用80余份玉米材料进行了2组试验，对玉米叶面积和光合效率在物质生产中的贡献做了分析，结果净同化率(NAR)对整个干物质生产的贡献为46.6%~50.9%，而叶面积则为49.1%~53.4%^[15]。陈集贤等^[16]用通径分析表明，光合面积与光合速率与产量间有正的通径系数。然而，由于不同的作物和不同品种在物质和产量形成过程中源的数量、质量存在着明显的基因型类型差异，因此进一步研究源质量在物质生产和产量形成中的作用，必须在源数量充分保证的条件下，针对具体作物和品种特点，进行综合的科学分析。

其次，源的质量还需从时空动态变化和对环境的反应两个角度来衡量。从时间上来看，光合速率的高值持续期是衡量源质量的一个重要指标。张荣铤^[17]研究表明，在小麦进化过程中，野生小麦虽然最高光合速率高，但高值后下降特别快，栽培四倍体和六倍体，虽然最高光合速率值低，但光合高值持续期长，叶源量大，物质生产能力仍还是高的。因此目前提高源的质量性能不能单纯依靠提高最高光合速率值，而维持高值的持续时间也是增加产量的重要方面，而且在实际中是行之有效的。从空间上来看，不同部位叶片所含的吸光色素成分和含量应是不同的，以便适应冠层不同高度光量与光质的不同。此外，从对环境的适应性看，对环境有较高的适应力是衡量源质量性能的又一重要指标。目前，不少研究已表明，基因型间对环境的反应有较大的差异。Dwyer等^[18]报道增密时，加拿大的新玉米品种较老品种光合速率下降的慢，因此产量高。Koshkin等^[19]研究表明，一个新品种较老品种对光辐射量适应的范围更广而得以高产。焦德茂^[20]报道光合的光抑制在水稻品种间存在着明显的差异。由于不同的品种对环境反应不同，因此在多变的环境中物质生产能力不同，特别是一些C3作物光合作用在中午高温、低湿、高光辐射条件下是否存在“午休”现象及其程度如何，也可作为分析品种对环境反应的一种方法。

3 玉米不同基因型源数量、质量性能的类型划分

根据源性能的构成，对作物基因型进行类型的划分，以此区别不同基因型源库数量、质量特征及在光合物质生产中的不同特点，对选配源库数量、质量性能高度协调的新品种及制定因种制宜的栽培措施均是必要的。据此，本文采用聚类分析的方法对我国目前常用玉米自交系的源特性的基因型分类做了初步尝试。

以抽雄吐丝期光合速率(P_{max})做为源的质量性状，以吐丝期单株叶面积做为数量型性状对我国目前常用玉米自交系资源的源性能聚类分析结果表明，当阈值 T 取0.92时，供试132个自交系被明显地分成10组。按源性能数量的大、中、小和质量的高、较高、中、低进行组合，这10组分别属：组1，高数高质量型；组2，高数较高质型；组3，高数中质型；组5，中数高质量型；组6，中数较高质型；组7，中数中质型；组8，中数低质型；组10，低数较高质型；组11，低数中质型；组12，低数低质型。由表1分类结果可见，我国目前常用玉米自交系以中数中质型为主(占37.9%)，其次高数较高质型(占22.0%)和低数低质型(占11.4%)，而未形成高数低质和低数高质两种类群。说明从光合性能角度看对我国玉米自交系进行基因重组是

必要的。

属高数高质型的三个自交系分别为多 18-15(代号 12)、中群 14(代号 118)和沈 137(代号 43),是一类较特殊的资源。多 26(代号 4)和 478(代号 3)分属于高数较高质型和中数较高质型。

表 2 我国目前常用玉米自交系光合特性两个性状的聚类

组别	类型	样本数	单株叶面积 A/cm^2		光合速率 $(\text{CO}_2)/\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$	
			平均	变幅	平均	变幅
1	高数高质型	3	5 641.62	5 311.13~6 131.20	60.71	57.93~64.62
2	高数较高质型	29	6 559.05	5 284.07~7 926.00	49.11	42.93~54.32
3	高数中质型	7	6 116.30	5 519.50~7 277.10	39.87	35.70~44.42
5	中数高质型	3	3 728.52	3 270.30~4 071.12	61.26	59.58~62.17
6	中数较高质型	13	4 426.95	3 888.90~5 057.70	54.33	51.88~58.26
7	中数中质型	50	4 259.02	2 971.90~5 264.40	39.59	30.15~49.26
8	中数低质型	4	5 154.01	4 566.51~5 612.00	26.08	22.27~29.97
10	低数较高质型	2	2 786.92	2 761.64~2 812.20	51.74	50.20~53.28
11	低数中质型	6	2 769.83	2 253.90~3 225.20	42.08	38.04~42.13
12	低数低质型	15	2 336.17	1 076.80~3 565.41	22.52	16.56~28.13

为了有效地对玉米自交系源性能进行分类效果的检验和开展预测工作,本文利用以上对 132 个自交系 P_{\max} 和单株叶面积两性状聚类的结果经逐步判别法(取 $F_1=F_2=0$)建立源性能分类的判别模型如下(表 2)。经统计检验表明,用 2 个性状建立的判别模型,对 10 类源质量、数量性能的判别效果达到了极显著水平,该模型具有应用价值。

表 3 玉米自交系源性能类型判别模型

组别	类型	判别模型
1	高数高质型	$Y = -127.2863 + 2.9151X_1 + 1.2415E - 02X_2$
2	高数较高质型	$Y = -108.1796 + 2.2257X_1 + 1.5860E - 02X_2$
3	高数中质型	$Y = -84.3350 + 1.7541X_1 + 1.5183E - 02X_2$
5	中数高质型	$Y = -110.5630 + 3.0722X_1 + 6.8007E - 03X_2$
6	中数较高质型	$Y = -94.8897 + 2.6502X_1 + 9.2968E - 03X_2$
7	中数中质型	$Y = -58.6035 + 1.8603X_1 + 9.7894E - 03X_2$
8	中数低质型	$Y = -51.7166 + 1.0708X_1 + 1.3294E - 02X_2$
10	低数较高质型	$Y = -78.4708 + 2.6188X_1 + 4.6874E - 03X_2$
11	低数中质型	$Y = -54.5157 + 2.0965X_1 + 5.2793E - 03X_2$
12	低数低质型	$Y = -24.0119 + 1.1138X_1 + 6.3089E - 03X_2$

在对作物基因型源的数量、质量性能分类的基础上,进一步应加强开展源库特性的遗传研究工作,在此基础上有目的的筛选和组配理想的源库协调型以及源或库数量、质量性能高

度协调型的新品种。根据目前的研究和育种实践来看,玉米源性能选择以数量适度而具有高质量性能的类型可能是发展的趋势。在本文分类系统中的组5(中数高质型)、组6(中数较高质型)可能是较为理想的类型。但这还需在实践中做进一步的验证和探讨。

参 考 文 献

- 1 赵明,王树安,李少昆. 论作物产量的三合结构模式. 北京农业大学学报,1995,21(4):359~363
- 2 卢莉义次著. 薛德裕译. 作物的光合作用与物质生产. 北京:科学出版社,1979,13~18
- 3 Watson D J. Comparative physiological studies on the growth of field crops: I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and variation with in and between years. *Ann Bot N S*, 1947, 11:41~76
- 4 Evans L T. Crops and world food supply, crop evolution and the origins of crop physiology. In: Evans L T ed. *Crop Physiology*, 1975,1~22
- 5 Duncan W G, Hesketh J D. Net photosynthetic rates, relative leaf growth rates, and leaf numbers of 22 races of maize grown at eight temperature. *Crop Sci*, 1968, 8:670~764
- 6 张荣铤. 叶片的光合功能与农作物和品种间的光合生产潜力. 中国作物学会编. 全国第五次作物栽培生理学术讨论会论文集,北京:1995,6~9
- 7 胡昌浩,董树亭,岳寿松等. 高产夏玉米群体光合速率与产量关系的研究. 作物学报,1993(1):63~69
- 8 赵明. 夏玉米生育期间光合性能的研究[研究生论文]. 北京农业大学,1988
- 9 Austin R B. Genetic variation in photosynthesis. *J Agric Sci*, 1989, 112:287~294
- 10 Moss D N, Musgrave R B. Photosynthesis and crop production. *Advances in Agronomy*, 1971, 23: 317~336
- 11 Nelson C J. Relationship of leaf photosynthesis to forage yeild of tall fescue. *Crop Sci*, 1975,15:476~478
- 12 秋山侃,武田友四郎. 第5报:叶片光合能力与物质生产的关系. 日本作物学会记事,1975,44(3):269~274
- 13 Ohno Y. Varietal differences of photosynthetic efficiency and dry matter production of Indica rice. *Tech Bull TARC*, 1976,9
- 14 韩庚晨. 玉米主要光合性状与产量的关系及遗传效应分析. 作物学报,1982(4):237~244
- 15 李少昆,玉米不同基因型源特性的研究[博士学位论文]. 中国农业大学,1997,54~58
- 16 陈集贤等. 春小麦旗叶净光合速率的遗传及其与籽粒产量关系. 高原生物学集刊,1990(9):195~203
- 17 张荣铤,程在全,陈佩度等. 小麦进化过程中光合特性的演化趋势. 主要作物生理特性生长发育及控制技术课题研究报告(第一集),1988,1~9
- 18 Dwyer L M, Stewart D W, Hamilton R I, et al. Ear Position and vertical distribution of leaf area in corn. *Agron-J Madison, Wis; American Society of Agron.*, 1992, 84(3):430~438
- 19 Koshkin-E I, Nesterovasm, Tret Yakov N N. Adaptation of the photosynthetic apparatus of corn cultivars to different irradiances. *Soviet Plant Physiology*, 1991,(6):1 075~1 084
- 20 焦德茂,顾行影,季本华等. 水稻耐光氧化种质资源的简易筛选鉴定技术. 中国水稻科学,1991(5): 133