

///

Physiology
of Crop
Plants

作物生理学



[美]

F. P. 加德纳
R. B. 皮尔斯等 著
R. L. 米切尔

于振文

王振林 崔德才 译
余松烈 邹琦 校

农业出版社

作物生理学

(京) 新登字060号

Physiology of Crop Plants

Franklin P. Gardner

R. Brent Pearce

Roger L. Mitchell

Iowa State University Press: Ames

First edition, 1985

ISBN 0-8138-1376-X

作物生理学

F. P. 加德纳

[美] R. B. 皮尔斯 等著

R. L. 米切尔

于振文 王振林 崔德才 译

余松烈 邹琦 校

* * *

责任编辑 刘洋河

农业出版社出版 (北京市朝阳区农展馆北路2号)

新华书店北京发行所发行 北京市双桥印刷厂印刷

787×1092 mm 32开本 14.625印张 309千字

1993年7月第1版 1993年7月北京第1次印刷

印数 1—740册 定价 12.20元

ISBN 7-109-02484-9/S·1607

译 者 的 话

自本世纪 50 年代起，作物生理学作为一门新的分支科学有了较快的发展，它是作物栽培或作物生产 (Crop production) 的理论基础，是植物生理学和作物栽培学的连接点，成为介于二者之间的边缘科学。近年来，作物生理学的学科体系正在日趋形成与完整。本书是一部理论联系实际作物生理学教科书，编写体系新颖，资料丰富，是国际上关于作物生理学方面较为系统的最新专著。鉴于此，我们译出该书，以供我国农业科技工作者和农业院校师生参阅。

本书的前言、第一、二、三、四、五、八章由于振文译，第七、九、十一章及索引由王振林译，第六、十、十二章由崔德才译。全书由余松烈、邹琦校订，黎文文、李德全分别参加第五、四章的校订工作。

1990 年 11 月

序

此书的第一版题为《作物生长和栽培》，于1970年出版，它为许多农学家所注目。本书为第二版，重点阐述作物生理学的内容，反映了自1970年以来，作物生理学领域的进展和变化。近几年来，作物生理学作为一门学科已逐渐为人们所认可，因此，本书题为《作物生理学》。

正如第一版所提及的，作为一门由作物、土壤和气候学各部分所体现的学科，农学的独特贡献就在于将生物学、化学和物理学的知识综合起来，有效地指导作物的生产及管理。随着探讨基础理论的生物学家继续注重于分子生物学的研究(微观途径)，对于农学家和作物生理学家来说，相互渗透知识领域，形成一个崭新的发展的理论体系，以解释农学家、化学家、物理学家和其它科学领域的研究者之间的边缘学科中所存在的问题，是非常必要的。

在编写处理上，我们继续改变传统的以作物为基础的方式，而重点放在植物生理学的概念和影响代谢、生长、繁殖的因素上。当讨论作物实例时，则注重应用适宜于多种作物的基本原则。正如第一版一样，本书适度地使用专业术语，并运用大量的例子和图解，以尽快地提高本科生对高级作物科学课程的阅读能力和理解能力，并可作为研究生课程“作物生理学导论”的教科书或参考书。

本书有两个主要目的：进一步理解适用于作物栽培实践

的重要原理；提高在生产实践中运用这些原理的能力。

第二版增添了作物生理学，删去了播种，冬季和干旱的成活性，杂草、虫害和病害问题，及其收获和贮藏等几章。我们认为，在其它课程中学习这些章节是较为恰当的。

对作物生理学的探讨系于1963年，由Frank Gardner和Roger Mitchell以大纲的形式提出和发展起来的，由Roger Mitchell完成了第一版。Frank Gardner在改写第二版时做了大量的工作，Brent Pearce为将本书的重点转为作物生理学作出了重大的贡献。

Roger L. Mitchell

目 录

1 光合作用	1
1.1 光合作用对光的利用	1
1.2 光合器	7
1.3 光合作用的器官——叶	18
1.4 光合作用所需要的条件	20
1.5 作物种间及种内光合速率的差异	28
1.6 植物对光合产物的利用	29
1.7 作物最高生长率的估算	32
1.8 摘要	34
2 作物冠层的碳素固定	36
2.1 叶面积、太阳辐射的截获和作物生长	36
2.2 提高光能利用率的策略	53
2.3 植株密度	61
2.4 摘要	71
3 运输和分配	74
3.1 韧皮部运输	74
3.2 源-库关系和分配	80
3.3 营养生长阶段同化物的分配	82
3.4 生殖生长阶段同化物的分配	84
3.5 摘要	95
4 水分关系	97

4.1	水势	98
4.2	蒸发蒸腾作用	103
4.3	水分胁迫	110
4.4	水分利用效率	121
4.5	摘要	125
5	矿质营养	128
5.1	必需元素	128
5.2	对其它元素的需要	130
5.3	植物营养的来源	131
5.4	土壤养分	133
5.5	养分的有效性	134
5.6	植物对矿质元素的需要量	137
5.7	养分吸收	139
5.8	离子间的相互作用	144
5.9	营养元素的功能和应用	145
5.10	摘要	169
6	生物固氮	172
6.1	氮的工业生产	173
6.2	大气固氮	174
6.3	生物固氮	175
6.4	摘要	199
7	植物生长调节	201
7.1	术语及分类	202
7.2	生长素类	203
7.3	赤霉素类	214
7.4	细胞分裂素类	222
7.5	生长抑制剂类	228

7.6	乙烯	236
7.7	摘要	241
8	生长和发育	243
8.1	生长的定义	243
8.2	生长因素	245
8.3	生长的限制因子	246
8.4	限制因子的限制条件	251
8.5	分生组织	252
8.6	生长的相关	253
8.7	生长动态	259
8.8	生长分析	262
8.9	摘要	271
9	种子与萌发	273
9.1	种子发育	273
9.2	化学成分	280
9.3	萌发	290
9.4	萌发的必要条件	295
9.5	寿命	302
9.6	幼苗活力	303
9.7	休眠	305
9.8	出苗及幼苗生长	314
9.9	摘要	317
10	根的生长	320
10.1	根的作用	320
10.2	根的研究技术	321
10.3	根的发生与生长	324
10.4	根系	329

10.5	根的性能	336
10.6	影响根系生长和分布的因素	337
10.7	摘要	346
11	营养生长	348
11.1	叶	349
11.2	茎	356
11.3	分枝	362
11.4	营养体再生长	373
11.5	摘要	378
12	开花与结实	381
12.1	向开花的转变	382
12.2	光周期现象	383
12.3	温周期现象(春化作用)	386
12.4	开花	389
12.5	结实	400
12.6	摘要	409
	参考文献	412
	索引	445

1 光合作用

从根本上说，农业是一个通过光合作用利用太阳能的体系。作为人类利用的主要能源，光合作用为生产食物、饲料和矿物燃料提供能量。作物生理学的研究指出，作物产量的高低最终决定于光合作用系统的面积和效率，作物栽培的实践亦依此为理论基础而深入发展。因为光合作用是作物生产的基础，所以，明确可利用的能量如何进行光合作用，了解植物的解剖结构与生化机制如何相互作用、相互影响，从而截获和贮藏辐射能，是非常重要的。

1.1 光合作用对光的利用

1.1.1 特性

植物在进行光合作用的过程中所利用的可见光是辐射能谱的一部分（图 1.1）。辐射能有独特的性质，可用两种相互关联的理论予以阐述，即电磁波理论和量子理论。电磁波理论认为，光如同波一样通过空间，在一定的时间内，通过某一点的波的数量即为频率。

$$\nu = C/\lambda$$

公式中 ν 为频率（波长/s）， C 为光速（ 3×10^{10} cm/s）， λ 为波长。如果用光速除以频率，即得到波长。

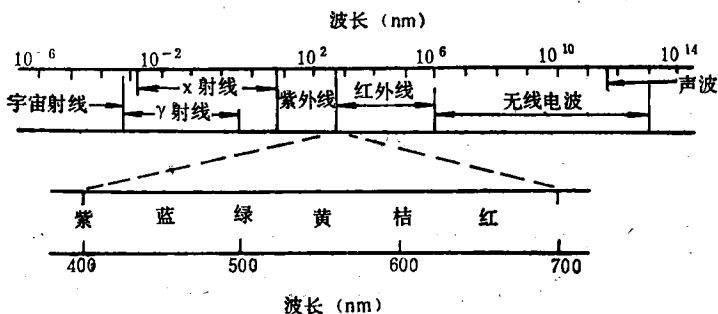


图 1.1 辐射能谱

光合作用利用 400—700 nm 范围内的光子。

量子理论认为光以一束粒子的形式传播，称之为光子。一个光子所具有的能量称为一个量子。因为一个光子所含能量是与频率成正比的，所以，量子也可以用波长的形式来表示。而且，每个光子的能量与波长成反比（图 1.2）。

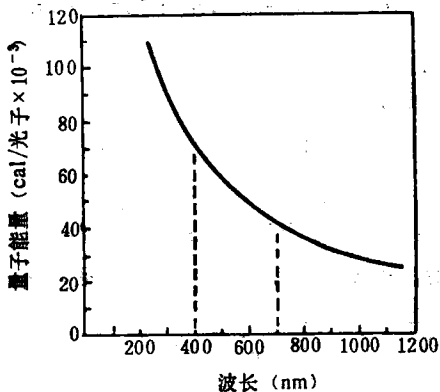


图 1.2 不同波长下的光子能量

虚线示能够引起光合作用的最低和最高限度的波长。

$$E = h\nu = hc/\lambda \text{①}$$

式中 E 为光子能量 (量子), h 为普朗克常数 (662×10^{-7} erg/s), C 为光速 (3×10^{10} cm/s), λ 为波长。光合作用中的光反应是色素分子如叶绿素吸收光子的结果。并不是所有的光子都具有激发叶片色素的适当的能量水平。760 nm 以上的光子没有足够的能量水平, 而 390 nm 以下的光子 (如果能被叶片色素所吸收) 所含能量过多, 以至引起电离和色素降解, 仅波长为 390 nm 至 760 nm 之间 (与可见光一致) 的光子具有进行光合作用的适宜的能量水平。

因为色素激发是光子和色素之间相互作用的直接结果, 所以, 通常以测定光子通量密度表示光合作用中光量状态而不用能量。光子通量密度为单位时间内撞击某一面积的光子的数目。因为 400—700 nm 波长的光对光合作用的效率最高, 所以, 通常即测定这一波长范围内的光子通量密度, 以表示光合作用中光的状况。这些测定称为光合有效辐射 (PAR) 或者光合作用的光子通量密度 (PPFD)。由于一个爱因斯坦值 (E) 被规定为一个摩尔的光子, 所以, PAR 的单位常常被写作 $\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 或者用国际单位制, 简写为 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

1.1.2 太阳辐射

在地球上, 能为光合作用所利用的辐射能来自太阳。除了原子能和潜在的地热能以外, 为人所利用的每一种能源均直接或间接地来源于太阳辐射。太阳是作物生长和发育的唯一能源。

① 原书中有误 (即 $h \frac{C}{\lambda}$ 中漏掉了 h)。

太阳是一个黑体辐射物，根据维恩 (Wein) 定律，最大的波长与物体的温度呈反比：

$$\text{最大 } \lambda = 2.88 \times 10^6 / K$$

式中 2.88×10^6 是维恩换算常数，K 为温度。例如，可以认为太阳的温度为 5750 K，所以：

太阳的最大波长 = $(2.88 \times 10^6) / 5750 = 500 \text{ nm}$ (绿色)。这样，太阳辐射光谱在 500 nm 处有一个峰 (图 1.3)。很明显，植物适应于太阳辐射，因为 400—700 nm 之间的可见光波相当于进入地球大气中的太阳辐射能的 44—50%。

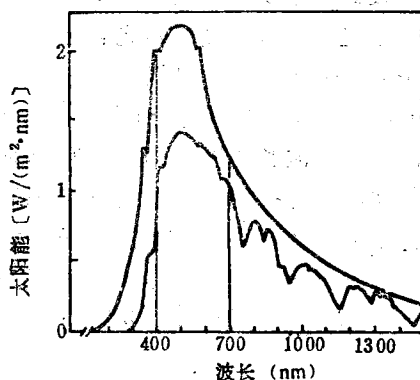


图 1.3 在正午，不同波长的太阳辐射的能量
上部曲线为地球大气层外缘的能量，下部曲线为照射到地球表面的太阳能。

太阳常数为 $2.00 \text{ cal}/(\text{cm}^2 \cdot \text{min})$ ($1395 \text{ W}/\text{m}^2$)。它是指在地球大气层外缘一个与太阳射线垂直的平面所接受的能量。当太阳辐射通过地球的大气层时，由于吸收和散射的原因，其辐射水平降低，在地球表面，当与太阳射线垂直时，此表面的太阳辐射在晴日可由大气层外的 $2.0 \text{ cal}/(\text{cm}^2 \cdot \text{min})$

降至 $1.4-1.7 \text{ cal}/(\text{cm}^2 \cdot \text{min})$ 。

图 1.4 说明，地球自转轴的倾斜与太阳辐射有一定的关系。因此，太阳辐射的年循环（图 1.5）和日循环（图 1.6）主要受纬度所制约。由于这种纬度效应，下列因素影响一天内所接受的太阳辐射量：

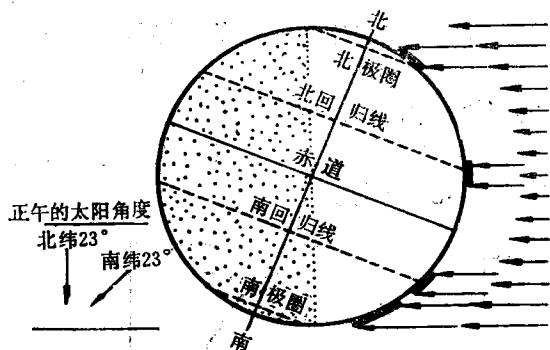


图 1.4 在 6 月 22 日地球与太阳的关系

地球与太阳的夹角为 23° ，所以北半球的日长大于 12 小时，而南半球的日长短于 12 小时。北极终日白昼（主要来自于水平光线），南极则无直接的太阳照射。在正午，北回归线处太阳与地面的角度呈 90° ，而在南回归线处仅呈 46° 。当 12 月 22 日南极与太阳的夹角为 23° 时，情形则相反。

(1) 照射到某一点上的太阳射线的角度。当太阳辐射由垂直于地球表面，逐渐以与地表呈越来越小的角度照射时，光线分布到较大的土地面积上，降低了单位土地面积的光照水平。

(2) 日长。

(3) 辐射所通过的大气的量为太阳射线角度的函数。如果太阳与地面呈 90° ，光线必须通过的大气为 1，呈 60° 时，则等于 2；呈 30° 时，就等于 5。

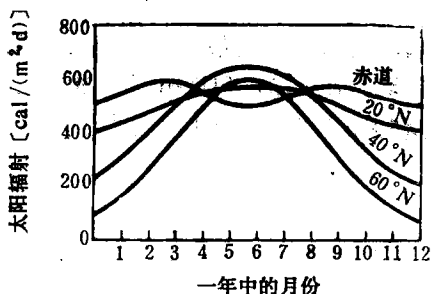


图 1.5 在无云的条件下，不同纬度的太阳辐射能的年变化

距离和地球的反射能力等等。

(4) 大气中的粒子（即灰尘和凝结的水滴，如雾或云等）的数量。在许多热带地区的多云的季风季节，土地表面所接受的光比无云的干燥季节少得多。

(5) 其它次要的因素，如太阳辐射量的波动，太阳与地球之间的距离和地球的反射能力等等。

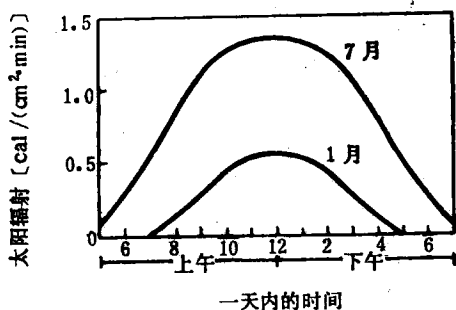


图 1.6 在夏季和冬季的晴日，北纬 42° 太阳辐射能的日变化

作物表面在白天所吸收的太阳辐射能，75—80%用于水分蒸发；5—10%消耗于可测得的土壤热量贮藏；5—10%消耗于通过对流过程与大气进行的可测得的热量交换；仅1—5%用于光合作用。

在北半球，因为6月和7月的太阳辐射达到最高水平，所以，天真的观察者可能会期望农学家们总是让他们的作物此

时达到生长高峰（例如，使高粱达到籽粒灌浆期）。然而，季节的温度界线，以及在作物的经济产量（可收获的干物质部分）形成之前，大多数作物必须由种子或其它的幼小器官开始发育等因素，限制了利用这一辐射高峰的机会。作物育种家和生理学家所面临的挑战是改良作物和改进栽培技术，使作物在适宜的生长周期中，充分利用这一辐射高峰的有利因素。

1.2 光合器

1.2.1 光反应

利用电子显微镜，我们可以清楚地看到植物进行光合作用的细胞器——叶绿体。叶绿体是一透镜状的1至10 μm 宽的细胞器，它显示出2个主要的区域：（1）片层（膜），由间质片层（一个双层的片层）和基粒片层（堆积的片层）组成，这两种片层都是光合色素所集中的区域；（2）间质，是一个密度较低的，易流动的部分， CO_2 的还原作用（暗反应）在这里进行。光能变为化学能的转化作用（光合磷酸化）在片层上进行，包括水的氧化作用和化学势的产生，或者还原态烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸（NADPH）和二磷酸腺苷（ADP）的磷酸化作用转化为三磷酸腺苷（ATP）等（图1.7）。NADPH是在生物系统中所知的最强的还原剂之一（电子的受体和氢离子的供体），ATP与生物系统中的可利用能是同义的，当一个磷酸基团从ATP中释放出来时，能量也就被释放出来。释放出的磷，由于输入能量而附着于一些分子上（磷酸化作用），提高了分子的能量，使其能够进行更多的