

300

A. A. 尼奇波罗維奇等著

作物产量变异的生理基础

• 译文集 •

科学出版社

43

作物产量变异的生理基础

· 译文集 ·

A. A. 尼奇波罗维奇等著

奚元龄、殷宏章、汪宗立译

科学出版社

1960

內 容 簡 介

本书收集了有关作物光合作用与产量关系方面的論文 10 篇,内容包括論农业技术分化体系的某些生理基础,光合作用与产量問題,产量变异的生理基础,植物生长的生理基础,植物生长的生理学与专論淨同化率概念,平均淨同化率的恆定性及其在生态学上的重要性,淨同化率与叶面积指数的相依性,野生和栽培甜菜的淨同化率等,可作为选择培育高产新产品种方面的理論依据。

作物产量变异的生理基础

· 译 文 集 ·

A. A. 尼奇波羅維奇等著
奚元齡、殷宏章、汪宗立譯

*

科 学 出 版 社 出 版 (北京朝陽門大街 117 号)

北京市书刊出版业營業許可証出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

*

1960 年 7 月第 一 版

书号: 2235 字数: 177,000

1960 年 7 月第一次印刷

开本: 787×1092 1/27

(京) 0001—5,500

印张: 8

定价: 1.00 元

譯者的話

农业八字宪法以密植为中心，显示出合理密植是作物获得大面积高产的中心环节。1958 和 1959 年的农业生产連續大跃进中，无数事实都已验证了这个原則的正确性。

密植問題研究工作的广泛开展，为植物生理学开辟了一个新的領域——羣体生理学。合理密植的增产实质，就在于植物羣体获得最大发展，构成羣体的各个体也能得到正常的发育。这样，由于各个体都能得到适当的营养面积，个体与个体間得到协调配置，最有效地利用日光辐射能量（简称光能利用率——植物在单位面积单位時間內构成单位干物重所利用日光总辐射能量的百分数），便可达到产量既高、品质又好的目的。两年来大跃进的事实，揭示了几坚决贯彻八字宪法，采取正确合理密植的，产量就大大地增长。

植物干物重的 90—95% 是光合作用产物，因此提高羣体光能利用率是增产的最有效途径之一。可以按照生理学观点来验证农业技术措施是否合理的理論指标。

为了便于着手研究提高光能利用和綜合分析八字宪法的全面增产作用等起見，有系統地选择了苏联和其他欧美国家所发表的有关論文 10 篇，介绍了应用淨同化率来分析光能利用的观点、方法，及其在指导农业技术上的意义，还有植物內在因素与环境因素的关系等問題。从这些系統材料中，对綜合分析栽培技术的增产作用和选育能充分利用光能的品种等方面均有参考的价值。

目 录

論农业技术分化体系的某些生理基础···A. A. 尼奇波羅維奇	1
光合作用与产量問題·····	
·····A. A. 尼奇波羅維奇、Л. E. 斯特罗戈諾娃	29
产量变异的生理基础·····D. J. 华德生	51
植物生长的生理学与专論淨同化率概念·····R. F. 威廉斯	91
平均淨同化率的恆定性及其在生态学上的重要性·····	
·····O. V. S. 郝斯、F. G. 葛勒哥里	126
同淨化率与叶面积指数的相依性·····D. J. 华德生	135
野生和栽培甜菜的淨同化率·····D. J. 华德生、K. J. 韦斯	153
植物环境分析中生理与生态研究 XI 遮蔭对不同物种营养	
生长时期生长的影响的进一步評價·····	
·····G. E. 勃勒克門、J. N. 勃勒克	163
植物环境分析中生理与生态研究 XII 光因素在限制生长中	
的作用·····G. E. 勃勒克門、J. N. 勃勒克	177
控制生长发育的速度是提高谷类作物产量的途径·····	
·····A. A. 科尔尼洛夫	194

論农业技术分化体系的某些生理基础

А. А. 尼奇波罗維奇 (Ничипорович)

植物由于营养的結果而創造了产量。即植物由外界环境中吸收营养元素,在生长过程中将其改造为建造植物躯体的物质,并参予新陳代謝与能量代謝——一切生命过程的基础。

因此,农业制度实际上是有意識的保証植物有价值营养的一套措施。一方面借最充分的供給植物以营养物质,另一方面为这些物质的被吸收与轉化成为形成品质优良的高額产量所特別需要的化合物創造良好的条件。

植物的产量是在田間生长期間生长、发育与生命活动过程中有计划地建造起来的。

为了获得高额的产量,必須要有以下的条件:在整个生长期內要充分满足植物的要求;經常保証植物的水分与营养,营养物质充分地被吸收,并用以形成所需要的、比例上最恰当和最适量的化合物;所形成的化合物以最好的方式被利用于器官的生长、形成与发育。即最初供給对植物本身营养与生长所必需的那些器官(根、叶),以后是供給构成产量中有經濟价值部分的器官形成之需要(籽粒、果实、块根、块莖、鳞莖等)。如果在生长期中,仅只暂时地破坏了这些过程的进行,尤其是,如果条件不能完全满足植物的需要,則产量形成过程不能正常地进行,因而使收获量也会降低。

所以說,植物的生物学特性及其对外界环境条件的要求是不相同的,它們在植物的生活期間經常发生变化。

不同的地理带与地区,甚至不同的田块,其环境条件是十分多种多样的。由于存在着这些差异,就形成了不同地区不同年份內季节变化的自然进程。同时,在某种情况下这些条件可以充分符

合植物的要求,在另一种情况下,又相反表现出与植物的要求有某种程度的相差。

这就十分清楚,通过因地制宜的、灵活的农业技术,可以保证植物产量形成过程进行得良好。这种农业技术的目的在于充分地满足植物全部生长期内的要求,并按最好的方式来控制产量形成过程。

因此,因地制宜的、灵活的农业技术是最完善的农业形式。

要运用这种农业技术,首先必须要充分地了解植物每个生长发育时期对外界环境条件的要求,第二应当善于迅速而有效地断定植物的状态与习性,该时的条件符合于植物的需要至何种程度。第三要及时而有效地控制植物生长、发育与营养过程,以便使产量形成过程准确地按照适宜的图型进行,最后第四点,必须有根据地制订产量形成的适宜图型,了解其生物学基础,并善于在生长期中的每一具体时刻测定其产量形成的实际进程是否符合适宜的图型,或符合到何种程度。要根据这些目的与特点来决定必需采取的农业技术措施。

所有上述的问题目前已获得了大量重要的资料:很多资料阐明了各种作物对于矿质营养元素与水分的要求和在生长期内这些要求的变化;拟定了很多能以迅速诊断植物的生理状况与矿质营养与水分供应情况的方法(Петинов, 1950);制定了很多可以在生长期内在某种程度上充分满足植物需要的技术措施(追肥,加工管理,灌溉制度等)。在这方面应当提到 А.Г. Лорх 的工作(1948)。他详细地研究了马铃薯的产量形成过程,查明了产量形成过程与许多外界环境条件与植物状况的相互关系,找到了许多特征,根据这些特征能以判断与适宜数值之间的差距,以及保证产量形成过程符合于适宜数值的必要条件与措施。根据图1、2、3的资料可以判断产量形成过程的多样性。图中是马铃薯产量积累的进程,是 А.Г. Лорх 在 1953 与 1954 两年内于全苏马铃薯研究所进行的试验。

两年内产量增长过程均受到春旱的抑制,而 1953 年这种影响相对减轻,1954 年则很严重。由于干旱,后期曾组织了灌溉,但干

公頃/亩

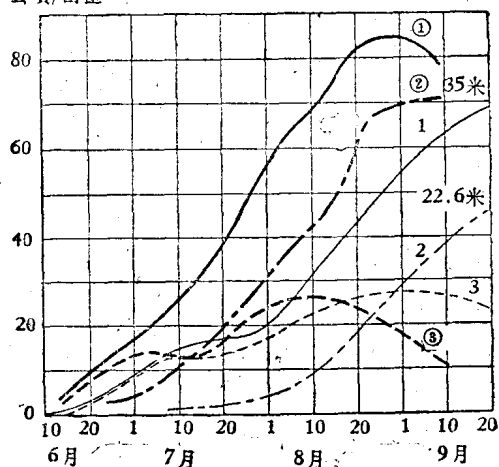


图1 馬鈴薯干量的积累

1—总量；2—块莖；3—莖葉。

①②③ 为1953年，1,2,3 为1954年。

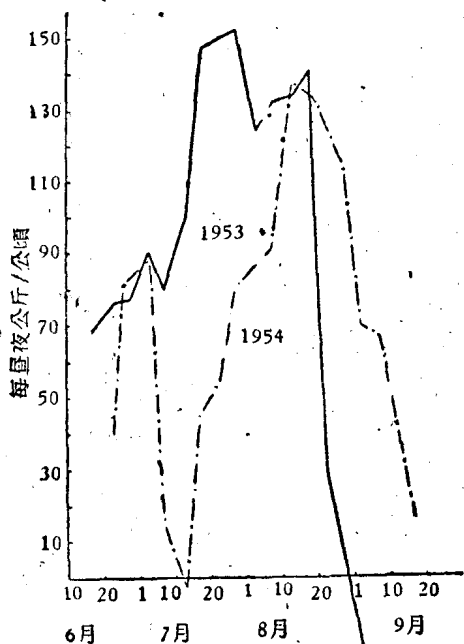


图2 馬鈴薯1953及1954两年生长期內干量
昼夜增长进程(每昼夜公斤/公頃)。

旱的影响十分迅速与强烈,因此灌溉并未使其充分复原。1954 年马铃薯的生长发育进程严重地受到抑制——特别是块茎形成过程较 1953 年恶化(图 3)。

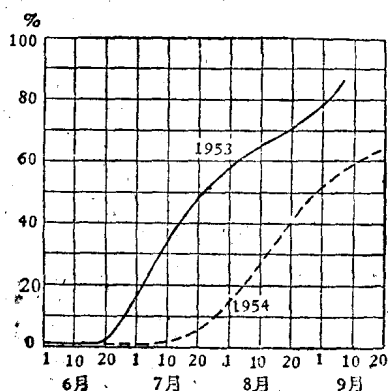


图 3 马铃薯 1953 与 1954 两年生长期內块茎收获量的变化占总收获量干重的百分数。

假使 1953 与 1954 年至生长末期最终形成的总干物重相应为 8 与 6.6 吨/公顷,那么 1954 年块茎的收获量几乎减少了 0.5 倍 (22.6 与 35 吨)。由这些例子已经可以看出,控制产量形成过程对于获得高额收成是何等的重要。

如果对 A. Г. Лопх 的工作加以说明,那末他认为,象总干物量增长速度、茎蔓与块茎间生长的比例、特别是茎蔓与

块茎重量曲线最早相交的时期(在 7 月)等这样一些指标是十分重要的。这些指标很清楚地预示出收获量增长过程受到阻碍。

A. Г. Лопх 研究了所有类似的指标来判断田间作物的状况以及适合于作物状况的某种必要的农业技术措施, A. Г. Лопх 的研究方法对于制定灵活的农业技术体系是十分重要的,同时这种农业技术体系还可以通过对田间产量形成过程更详细的生理学分析得到进一步的改善。

以繪入图 1 的例子来对这点加以说明,图中表明 1953 年的图型较 1954 年良好,因为 1953 年的产量较高。

但我们并不认为 1953 年的图型就是最好的,也就是说它还能进一步的改善,假使是可能的話,那末,以何种方向进行、具有何种结果呢?

十分清楚,只有当我们详细地了解了田间产量形成的一般规律,清楚地知道了构成产量形成过程总和中的个别形成过程,并认识到作物总的生产潜势及其决定因素以后,才能对该问题加以回

答。

本文也就是討論一下若干这类的問題。

然而，以下我們是遵循上述的一些总的原則對該問題加以叙述的。

我們一向認為田間作物在生长期內的良好状况是：充分地保證了其营养元素与水分，生长过程良好，发育速度适宜，生理过程正常甚至达到最好的状态。在播种密度不大的情况下，所有这些都可以被观察到。但这种情况下个別植物的良好状况与生长并不能保證高产。因为它不能保證一項重要的条件，也就是沒有創造完善的高生产力的植物羣落。而植物羣落具有独特的生存与发育的規律，并且是决定收获量大小的根本的生产制度(Ничипорович, 1954)。

因此，为了力求获得高額产量，我們不仅应当保證植物总体以最好的条件，而且还要善于創造最好的羣落結構与特性，并控制其发育。

同时还要考虑到羣体产量形成过程中包括某些特殊的、質上不同的阶段。

植物生长初期，其营养与光合作用产物主要利用于营养器官的生长方面(最初是根，然后是叶)，以后，这些器官的生长变緩，达到某种最大数值而停止。在这一时期內加強了生殖器官与貯藏器官的生长(果实、籽实、块莖、块根等)，在这些器官中，儲积起大量有价值的营养物质，这些物质在多数情况下組成产量中經濟上有价值的部分。

形成这些器官或者是由于加強了光合作用与根部营养或者是最后大量的物质由植物的叶莖部分流入这些器官內，这些物质作为这些器官本身生活的重要原料(碳水化合物、蛋白質)。这样，到生长末期，在生殖器官与貯藏器官內集中了大量的物质，而大部分叶子与多数情况下莖部(以及一年生植物的根部)，均逐漸的最后完全死亡。

为了获得高額高品质的产量，必須要有适宜的进程，并且要最

充分与适时地通过所有这些阶段。

要在一篇文章中叙述构成全部过程的适宜进程（根的生长及其在吸收矿质营养元素与水分方面的工作、光合作用器官——叶的生长与工作过程、以及最后组成经济产量的器官形成过程等）是过于复杂的。

因此在本文中，我們只限于叙述作为产量因素的光合作用过程，并分析大田作物光合作用器官——叶子形成与工作的最适宜的图型及其可能性。

我們同时还从这样一点出发，即绿色植物的光合作用是形成产量的决定性的主导的过程，光合作用的这种作用早已为大量的资料所肯定，例如，植物的产量干重总量中，总共只含有5—10%的氮、磷、钾以及由植物根部所吸收的其他元素。

而在同一情况下，由光合作用过程所吸收的碳的总量约为42%。例如，当小麦籽粒产量为25公担/公顷时，作物在田间形成了约75公担的总干量，并且通过根吸收了约100公斤氮，100—200公斤钾，同样多的钙，约25公斤磷、硫，以及约300—500公斤其他的矿质营养元素。

同时，这些植株积累了约4200公斤的碳，达到这一数值，叶子在光合作用过程中，由空气中吸收了约9000公斤的二氧化碳。

此外，在生长期內，每公顷土地上的植物叶借叶绿素吸收了巨量的太阳辐射能，约有20亿大卡，其中大约只有4千万大卡用于光合作用，并以化学能的形式贮存于产量中，其余的能转变成热，使叶温增高并引起大量的水分蒸发。

例如，当形成小麦产量30公担/公顷籽实或100公担/公顷总干重时，每公顷面积上的植株能蒸发出的水分约3—4吨，这相当于降雨量300—400毫米，而对许多省区来说，300—400毫米是全年的总降雨量，正因为如此，在类似这种地区就成为植物生长与产量积累的困难条件，并且得到的收成比以上的数值低得多。

可见，植物生活的特性与其光合作用器官工作的特性与条件是紧密关联的，植物进行光合作用具有专门的器官——叶，含有叶

綠素并因此吸收了大量的能，可以很好地适应于外界环境进行气体代謝，由空气中吸收二氧化碳并同时蒸发大量的水分。

为了正常地合成各种各样的有机物质并进行轉化与代謝，不仅需要太阳輻射能及原始物质如 CO_2 、 H_2O 等，而且也需要許多其他的元素，首先是通过根部由土壤中吸收的氮、磷、鉀。但这些元素的吸收、轉化为正常的行使机能也只有当植物中制造并貯积了有机物质时才有可能。沒有以上列举的营养物质与元素，無論吸收或生理作用都沒有可能进行。因此說，正是光合作用在植物营养中具有决定性的主导的作用。

所有其他各种营养方式的効果，只有当他們能促进植物的基本机能——光合作用时，才是有价值的、重要的，才有可能表現出来。

上述一切很明显，植物光合作用器官的形成与工作过程，应当是制定产量形成过程适宜图型的基础，并且是制定与評价灵活的农业技术体系的准繩。

在开始闡明这一問題时我們可以指出，只有田間密度适宜，叶的发育良好，我們才可能获得較高的产量。

事实上，許多資料都說明了作物叶面积的大小与产量数值間的直接相关 (Ничипорович, 1954)。

例如 А. П. Васина (1936) 与 В. А. Алексеенко (1936) 在小麦的工作中，在伏尔加河东岸灌溉与施肥的影响下，籽粒产量由每公頃 11 公担提高到 33 公担，即提高了两倍，这主要与田間最大叶面积由 8,000 平方米/公頃增加到 26,000 平方米/公頃有关 (即同样增加了两倍)。

可見在这种情况下，植物的产量与其主要营养器官——叶有直接的关系，类似的例子还可以举出很多 (Тареева, 1940; Watson, 1947; Blackman a. Rutter, 1948; Бровцына, 1952)。在提高产量的工作中，我們主要的任务在使田間創造出尽可能大的光合作用器官——叶面积。

然而解决这一問題往往并不簡單，或并不反映上述的原理。

例如，在供水有限的地区，作物叶面积往往不能达到对光合作

用說來是适宜的数值。叶子不仅是光合作用器官，而且也是消耗大量水分的蒸騰作用的器官，因此，在供水有限的条件下，水分不足就使植物叶面积大小受到限制，这里除了改善供水外，無論增加播种密度或运用施肥往往都不能得到足够大的叶面积。即不能达到吸收大量的太阳辐射、最大的光合作用总和、以及获得最高产量所必需的大小。

因此在这些地区注意改善水分状况是提高产量的主要条件。

但在灌溉水缺乏时，这一問題是很难完全得到解决的。

在这些情况下，收获量有可能繼續地增长，但主要是依靠增加有限的光合作用器官面积上的光合强度与光合效率。

至于說到在充分地或者甚至是完全滿足了植物水分与矿質营养元素的那些条件下，究竟增加叶面积至什么样的大小才是必要的与可能的，关于这一問題是十分复杂的。

例如，我們經常看到作物叶面积剧烈地增长（至 40,000—60,000 平方米/公頃），但产量并不增高，甚至发生負作用。如形成谷类作物与棉花的倒伏，甜菜含糖量的降低，馬鈴薯莖蔓的生长加强而块莖与淀粉含量的恶化等。

播种过密就会使叶的光合作用工作条件大为恶化：当总辐射强度为 25—30 万尔格/平方厘米·秒，也即具有夏季中午太阳直射强度的一半的时候，就已經观察到光合作用大大降低，同时还注意到作物下层与中层叶的照射度一般为完全辐射强度的 $1/5$ — $1/10$ 。

因此，当我们增加了叶面积以后，赢得了植物光合作用器官的大小，但在一定大小密度的情况下却损失了它的工作强度。

例如图 4 的資料是得自 K. A. 季米里亚捷夫植物生理研究所光合作用研究室工作人員 Л. Е. Строгонова，这里表明了馬鈴薯田間叶面积增长过程，其产量干重的增长已列入图 1 中。

由图 4 的資料看出，1954 年田間总叶面积較 1953 年多了一倍，然而在形成最大面积的时期，产量的昼夜干物质增长量大約是每昼夜每公頃上干物质 150 公斤（见图 1）。

假使按单位叶面积計算(例如以1平方米),我們就可以得到淨同化率的指标(图5)。1954年当总叶面积达到40,000平方米/公頃时,淨同化率是比較低的,显然这部分是由于1954年田間光照条件恶化所致,这就很清楚,有关田間叶面积适宜大小的問題是

十分复杂的,叶面积不应当过小,但同时也不应当超过生物学上合理的数值,才不致使叶的同化工作条件恶化而产生不良的后果。

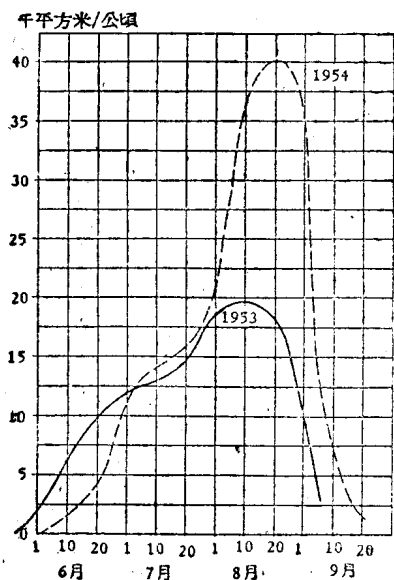


图4 馬鈴薯 1953 与 1954 两年生长期內田間叶面积的增长 (每公頃平方千米)。

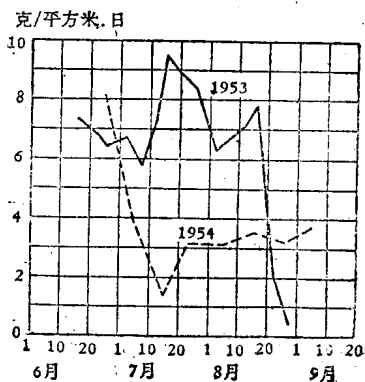


图5 馬鈴薯 1953 与 1954 两年生长期內叶的淨同化率指标 (每昼夜每平方米叶面上产量干物质积累的克数)。

由图6的資料可以得到如何决定这一問題的原則的概念,图6是根据不同作物的各种观察資料綜合而成的反映平均資料的曲綫,对个别情况下指标的比例与曲綫进程可能与图6有某些差别。因此我們引用的图解,主要是为了說明决定我們所研究問題本身的原則。

图解主要是以 Л. И. Зубенко (1949), А. А. Кудрявцева (1940), Е. А. Лопухина (1948, 1950), Н. Н. Калитин (1941), Н. И. Макаревский (1938), Л. А. Иванов (1946), Л. К.

Поздняков (1953), М. И. Сахаров (1940), И. Н. Ярославцев (1948, 1952) 等已发表的資料, 以及 А. М. Шульгин 与 И. Н. Гальченко 热情提供給我們的資料为基础繪制成的。

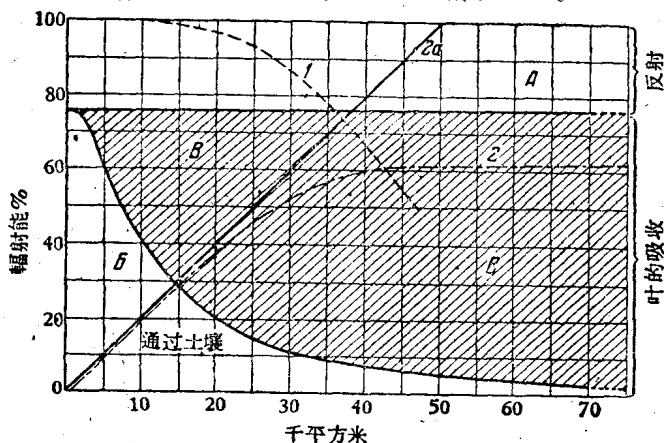


图 6 太阳辐射能的分配情况, 土壤吸收与叶面积大小的关系(千平方米/公顷)。

A—能的反射量, B—到达土壤表面并被其吸收的能的数量, B—叶吸收能的数量。1—田间光合作用平均强度, 随着叶面积的增加由于其相互遮蔭而減低, 2—作物昼夜产量干物质形成的数量, 当叶面积增加时, 开始按比例地增加 (2a), 以后由于降低了光合作用强度达到了常数 (2), 其指标的水平可能并不应当因保証增加光合强度的措施而提高。

当增加田间总叶面积时其所以对产量积累过程有利, 首先是由于較大的叶面积吸收了較多的太阳辐射能, 因而能积累較多的光合作用工作总量。然而, 田间叶面积的大小与其吸收能的质量之間的相互关系是十分复杂的。

例如从淨土壤或完全密閉的田间反射的能量大約相同, 約占田间所接受的太阳辐射能的 20—25%, 其余的能 (75—80%) 如果在完全休閑地上就被土壤吸收。或者一部分被土壤另一部分被該处植物叶子所吸收。

很明显, 田间总叶面积愈大, 被叶部所吸收的能就愈多, 而土壤吸收的就愈少。

图 6 所繪为田间所接受的太阳辐射能分配于这三方面的情况

(反射,土壤吸收,叶的吸收)与田间总叶面积的关系。

图中的资料可以看出,叶面积从1,000 增加到 30,000—40,000 平方米/公顷时,在能的数量方面我们得到的好处很少,而光合作用工作的条件却大为减弱,特别对于中层与下层的叶子损失更大。它们在光照不足的情况下迅速发黄、死亡。假使植物继续生长并形成上部叶片时,则田间总叶面积由于下部叶片的死亡可能并不增加,同时导致茎部过于

遮蔽。马铃薯强烈生长、禾谷类作物的倒伏与其他不良的后果。

在制定产量形成的适宜图型时,我们应当从这样一点出发,作为植物主要营养器官的叶面积,应当迅速地增加,但不超过30,000—40,000 平方米/公顷。

关于不同条件与生长期长短不同的作物的某些图例列如图7。

为了与适宜的图型进行对比,也引用了马铃薯1953与1954两年内田间叶面积增长进程实际曲线的资料,我们看出,适宜的图型没有因干旱或其他不良条件的作用而引起暂时的抑制与进行得不正常。从理论上看绘于图7的适

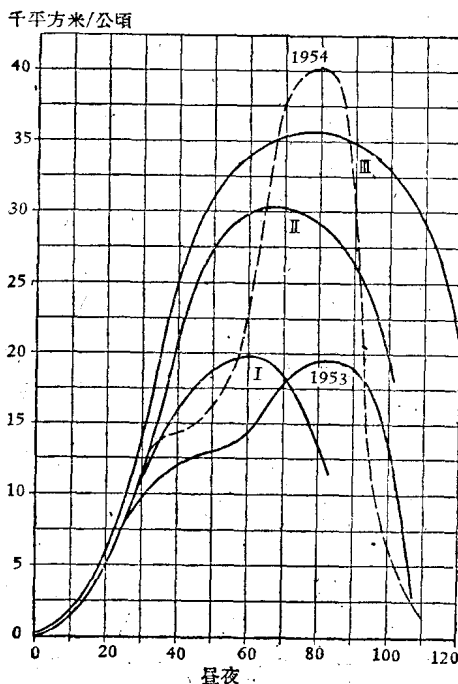


图7 田间叶面积形成过程的适宜数值

- I—生长期80天的小麦或其他作物(最大叶面积为20,000平方米)。
- II—生长期100天的同样作物(最大叶面积为30,000平方米)。
- III—生长期120天的作物(最大叶面积为35,000—36,000平方米)。
- I为供水有限的条件下,II与III供水充足,1953与1954——马铃薯在1953与1954年叶面积增长过程。

宜图型,如果植物处于营养或生长发育的条件良好时,是完全有可能达到的。

总之,我們談到了产量形成的重要組成之一与主要的营养器官——光合作用器官发育进程的組成原則。

然而这还不是全部,应当不仅是形成足够大小的光合作用器官,而且要促使其良好的工作,或保証其有高度的淨同化率,也就是每昼夜平均每平方米叶面上創造的产量干物質的数量。

为了制定适宜的图型,我們应根据实际观察到的但十分良好的指标出发。

不同植物的淨同化率指标很不一致,但随着条件而发生剧烈的变化。在不良的条件下(当供水与营养不足时)这些指标大約每昼夜每平方米叶面积上产量干物重为 3—4 克。 培育在中等条件

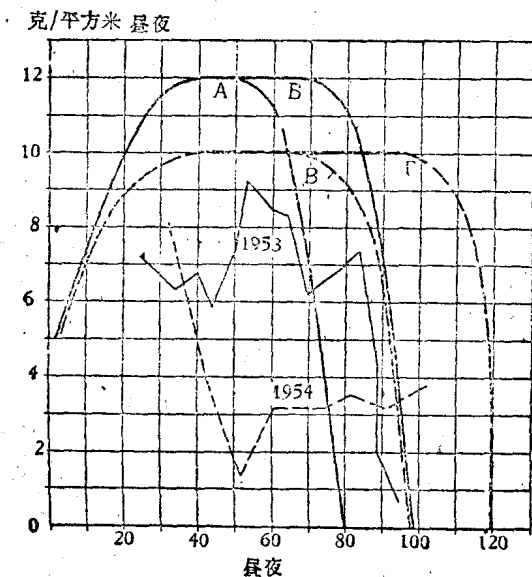


图8 具有不同长度生长期与最大指标 10 克/平方米·昼夜 (B 与 Γ) 及 12 克/平方米·昼夜 (A 与 B) 的植物(后者为禾谷类作物)叶的淨同化率指标进程的适宜图型, 1953 与 1954 年——馬鈴薯 1953 与 1954 两年内的指标。