

作物生理学

L. T. 伊文思 主 编
江苏省农业科学院科技情报研究室译

农 业 出 版 社

作物生理学

L. T. 伊文思 主编

江苏省农业科学院科技情报研究室 译

农业出版社

内 容 简 介

本书对玉米、甘蔗、水稻、小麦、大豆、豌豆、马铃薯、甜菜、棉花等九种作物产量的生理基础进行了综合论述，执笔者是由几国学者组成的国际编写组。第一篇概述了作物对世界粮食供应的贡献、作物的进化和作物生理学的历史，作为论述各别作物各篇的背景。最后一篇全面论述了关于产量的生理基础的若干方面，这是农业技术和作物育种取得进一步进展的基础。

本书可供农业科技人员和院校师生参考。

L. T. Evans
CROP PHYSIOLOGY
Some case histories
Cambridge University Press, 1975

作 物 生 理 学

L. T. 伊文思 主编
江苏省农业科学院科技情报研究室 译

农业出版社出版 新华书店北京发行所发行
农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 32 开本 15.25 印张 301 千字
1979 年 6 月第 1 版 1979 年 6 月北京第 1 次印刷
印数 1—25,000 册

统一书号 16144·1838 定价 1.55 元

译 者 的 话

L. T. 伊文思主编的《作物生理学》一书，参加翻译工作的有江苏省农业科学院、中国农业科学院科技情报研究所、江苏农学院和华南农学院的部分同志。译稿最后由江苏省农业科学院姜诚贯同志作了校阅。本书翻译过程中，曾得到有关同志的大力支持和帮助，在此表示感谢。

本书基本上按原文译述。由于译者在行文风格和业务水平上各有不同，再加时间比较仓促，难免有缺点和错误之处，希望读者批评指正。

江苏省农业科学院科技情报研究室

1978年1月

前 言

本书只论述了 9 种作物，可是它们提供了我们食物中干物质的 $\frac{2}{3}$ 以上，蛋白质的一半，油脂的 $\frac{1}{4}$ ，以及我们所用纤维的一半。世界上一些地方不时遭受旱灾或病害的现实告诉我们，我们对这些主要作物的依赖决不是在减少。耕地面积的增加是缓慢的，世界上增长着的人口的生存有赖于这些作物产量的进一步提高，而这就要求对作物产量的生理基础有更深入的了解，本书就是为此目的而编写的。它是剑桥大学出版的 J. Hutchinson 所编《作物进化论文集》的姐妹篇，是 F. L. Milthorpe 和 J. Moorby 所著《作物生理学导论》的补充。

选择这些作物作为对象，不仅考虑到它们的重要性，同时还考虑到它们具有不同的特性。其中有两种作物是属于 C_4 -二羧酸光合途径的类型，其余则都属于卡尔文循环的类型。有两种是豆科，其余则不能进行共生固氮。所收获的作物的储藏器官多数是种子，但甘蔗收获的是茎秆，甜菜是根部，马铃薯是块茎，棉花则是种子上的纤维。花序或者是顶生的，如小麦和水稻；或者是腋生的，如豌豆。植株有高大的，如甘蔗和玉米；也有莲座状的，如甜菜。显然，形成各种作物高产的途径是多种多样的。

作物生理学家们写作的路子也各有不同，在以后各篇中可以明显地看得出来。我们不要求写作方式的划一，而只是要求作者把迄今所知有关这些重要作物生理机能知识加以综合与阐明。

L. T. 伊文思

1973年7月18日

目 录

前 言	
一 农作物与世界粮食供应、作物进化 及作物生理学的创始	1
二 玉米	30
三 甘蔗	67
四 水稻	95
五 小麦	127
六 大豆	191
七 豌豆	245
八 马铃薯	288
九 甜菜	330
十 棉花	379
十一 作物产量的生理基础	415
索引	453

一 农作物与世界粮食供应、作物进化及作物生理学的创始

L. T. 伊文思

人类制作工具已有一百多万年,但农作物在人类的观察、选择和想象力的作用下进化才一万年左右。有些作物如玉米,如果没有人力的干预,可能已不复存在;而人的生存同样有赖于农作物。农作物和人类在共生之下一同进化。Darlington (1969) 曾指出:“在数千年农业发展的悠悠岁月里,人类与动植物建立了新的关系而自身发生了改变,动植物则亦处在演化的过程之中。”鉴于膨胀着的世界人口对少数几种作物的依赖与日俱增,我们未来的处境决定于我们对这些作物及其生产力发展的限制的认识。

在这篇导言中,将讨论人类和农作物关系的三个方面:第一,农作物在世界粮食供应中的地位,强调我们在目前及可见的将来对它们的依赖;第二,作物进化的若干生理学问题,为以后各篇对几种主要作物的最新描述提供背景材料;最后,作物生理学的简短历史,对形成以下各篇对各别作物论述的时下趋向作些剖析。

农作物与世界粮食供应

在人类历史上约 3,000 种植物被人食用，其中约 200 种已经驯化。Helbaek (1950) 研究了丹麦铁器时代人的胃脏，内有最后吃下的约 60 种植物。今天有 5 种禾谷类、3 种薯类、几种豆类以及甘蔗和甜菜提供了人类食物的大部分干物质和蛋白质，如表 1.1 所示。

表 1.1 世界食用干物质与蛋白质产量

	干 物 质 (千万吨)	蛋 白 质 (百万吨)
禾谷类		
小 麦	27.5	32.9
稻 米	26.7	23.2
玉 米	23.5	24.7
大 麦	11.4	11.6
高粱、谷子	8.2	7.4
其 他	7.6	1.1
	—— 104.9	—— 100.9
薯 类		
马 铃 薯	6.6	6.0
甘薯、山药	3.9	2.9
木 薯	3.4	0.8
	13.9	9.7
糖料作物		
甘 蔗	4.3(糖)	——
甜 菜	3.0	——
	—— 7.3	
豆类和油料		
大 豆	4.2	16.7
花 生	1.6	4.8

(续)

	干 物 质 (千万吨)	蛋 白 质 (百万吨)
碗 豆	1.3	3.5
蚕豆、菜豆等	1.5	5.4
棉花—种子	(2.0)	(7.2)
—纤维	(1.1)	—
其他	(3.5)	(12.4)
	— 10.2	— 35.6
蔬菜类	2.8	8.0
果品	2.5	1.3
畜产品		
牛 乳	5.2	14.5
肉	2.8	12.6
蛋	0.5	2.5
鱼	1.7	8.5
	— 10.2	— 38.1
	152.8	193.6

注：产量引自《1970年联合国粮农组织产量年鉴》及《联合国统计年鉴》。食用干物质和蛋白质的供应根据产量估计，采用《1964年粮食与农业情况》及其他来源的数据。产品很少食用或不作食用者，数字上加括号。

表中数字有许多不一定是确切的，首先是世界产量统计（参阅Farmer, 1969），不过其目的是要说明作为食物蛋白质和干物质来源的各种作物、畜产品和鱼类的相对重要性。首先着眼的是粮食产量的多少，就重量言，它同煤或石油的年产量一样多，是铁矿石产量的4倍。食用干物质的2/3以上由谷类提供，仅仅11种植物所提供的就占了总量的80%，只有6%来自动物。蛋白质的供应，一半来自谷类，不到1/4来自动物。Autret (1970) 提出的数据表明动物蛋白质在真正食用蛋白质中所占比率（32%）大于粮农组织的数字。表

1.1 中豆类和油料作物的蛋白质，在较小程度上还有谷类作物的蛋白质，数字可能偏大，因为这部分谷类作物蛋白质是用作动物饲料的；另一方面，蔬菜、果品对人类食物所作的贡献可能估计过低。不过，农作物显然是人类食物中热量和蛋白质的主要来源。它们还提供占年总产 4,000 万吨的 2/3 以上的油脂。

为了再次强调我们对这样少数几种作物依赖之深，可以指出，本书所研究的那些作物供给了世界食物中 2/3 的干物质和大约一半的蛋白质。用 Mangelsdorf (1966) 的话来说，“因为这些植物十分真实地矗立在人类和饥饿之间，……我们应当象认识世界上的某些破坏性力量那样地去认识它们——举例说，好比医药界认识人类的主要疾病一样……”。本书意味着朝这个方向迈出的一步。

别的食物来源

在较详细地讨论主要作物之前，我们将首先考虑一下可能的代食品。在《环境游戏》一书中，Calder (1967) 谈到“农业对我们确实是供不应求”，需要用合成方法生产食物来代替，正如 McPherson (1965) 所曾主张的。然而至今还不知道，也没有试验过大规模利用太阳能或核能合成碳水化合物或诸如此类的化合物的方法 (Calder, 1967; Pyke, 1970)，更不必说效率可同作物比美的方法了。象 1,3-丁二醇和 2,4-二甲基庚酸这些化合物，它们可以廉价地从石油化合物制成，被认为是对实验动物安全可取的能源 (Scrimshaw, 1966)，但要长远地代替作物则必须利用太阳能或核能的转化，而不

是用化石燃料。

表 1.1 表明食用干物质的约 13% 是蛋白质, 与 1934—1938 年间粮农组织的产量数字一样, 那时的粮食生产水平只有现在的一半。食物热量的 10—12% 应来自蛋白质, 在成年人食物中甚至 6% 也足够了——照此计算, 在世界食物中蛋白质的比率是适当的, 虽然在以低蛋白食物如稻米、薯类为主食的地区不一定是这样。但是谷类产量的增加往往带来蛋白质比率的下降, 其原因将在下面论述, 因此别的蛋白质来源的重要性将日益增加。

据“总统科学顾问委员会”(1967)估计, 鱼类年产量的变幅为鲜重 5,500 万至 20 亿吨。1962 年所做的最低统计数自 1964 年起被超过了。Ryther(1969)分别估算了公海内、沿岸地区和生产潜力最大的大陆西海岸并灌地区的光合潜力和食物链的长度。他的结论是鱼类年总产可达 2.4 亿吨, 容许捕获量则只有 1 亿吨, 即少于现有捕获量的 2 倍。虽然有些水产养殖方式可大大提高产量 (Bardach, 1968), 而且无疑可以解决当地食用蛋白质供应的大部分, 可是总的生产潜力是有限的, Calder (1967) 所声称的“海洋养殖业有可能完全替代建立在陆地上的农业, 为全人类生产充足的产品”是失实的说法。

在日本、美国、荷兰、捷克斯洛伐克等地为大规模培养藻类开设了实验工厂, 以研究生产食物能量和蛋白质的潜力。尽管拥有精巧的设备进行有效的循环, 使每个藻类细胞都有机会照到阳光并更多地接触二氧化碳, 产量一般还是只有每日每平方米 8—18 克干物质 (Tamiya, 1957; Thomas,

1965; Prokes 和 Zahradnik, 1968), 而作物一旦长成能充分截取光照的冠层, 则其生长速度经常比这高得多。二氧化碳在水中的扩散系数只有在空气中的万分之一, 而二氧化碳的液相通道在植物上只有很少的微米, 在藻类培养液中则要大得多。这可以解释为什么它们每单位表面面积的生长量较低, 尽管充进去的二氧化碳浓度是高的。另一方面, 藻类养殖可以全年连续收获, 它们可以放在房顶上, 以补偿城市化带来的农业土地的丧失, 它们还可用来处理城市污水。它们的蛋白质含量, 无论是总量还是折合主要氨基酸都是高的 (Tamiya, 1957)。还有一个好处是可以通过改变培养基的成分来改变它们的化学组成。但是, 因为需要除掉细胞壁, 同时保持培养液不停地流动, 不仅生产费用昂贵 (Enebo, 1970), 而且可能造成能量输入: 输出的高比率。

近来日渐重视酵母、细菌和霉菌作为单细胞蛋白质的潜在来源。圆酵母属含有约 50% 的蛋白质和多量的重要氨基酸, 两次世界大战中在欧洲被当作食物, 但它的适口性差, 成本高。它可以用造纸厂的亚硫酸废液或廉价的糖浆培养。近来选出一些菌系, 可用以除去石油润滑油中不需要的高级 n - 烷烃。这种酵母蛋白质目前的成本为大豆蛋白质的 2 倍。如果全世界每年石油总产量 21 亿吨都应用这一方法, 则其中所含烷烃 5,600 万吨可以生产单细胞蛋白质约 3,200 万吨, 大致相当于豆类作物所提供的数量。要生产人类所需要的全部蛋白质, 得把目前世界石油产量的 15—20% 改作此用 (Johnson, 1967)。象小球菌这样的细菌也可以培养在石油分馏物中。另外有一些正在发展的方法, 其中包括在玉米或马铃薯

薯淀粉上培养青霉属和曲霉属之类的真菌——此法并不能减少我们对作物这种能量来源的依赖，但有助于补充未来的食物，因为豆类作物产量往往不及谷类和薯类作物。在提取谷类和豆类蛋白质以生产补充剂和人造肉的地方，利用霉菌从残渣（尤其是难消化的，例如大豆的残渣）产生蛋白质是很可取的。同样，在动物和工业废弃物上，以及在灌木及其他难消化的植物材料上培养细菌的方法，无疑也将得到发展，以使污物得以转化，生产粮食的土地表面得以增加。从大面积上采集原材料进行加工所需的运输和设备费用可能阻碍了它们的广泛发展，此种方法对利用集中的废弃物最有价值，诸如牲畜粪便、饲料残渣、糖厂的蔗渣以及工厂废水等。

需要快速运输和转手的问题也可能限制了提取叶蛋白质供作食用。但是，如Pirie (1970) 所主张的，小型简单的提炼工厂肯定能使许多潮湿的热带地区增加当地的蛋白质供应，在这些地方谷类作物生长不好，而薯类、糖料作物和香蕉之类的低蛋白果品则占多数。

这样简短评述一下粮食的其他来源，显示出在可见的将来，人类对主要农作物的热能和蛋白质的依赖似乎不会减少。人类可能减少依靠从它们获得维生素和药材 (Pyke, 1970)，但在目前，甚至避孕药丸的原料也是来自农作物的。因此，重要的是我们应更好地了解这些作物产量的形成过程及其所受的限制。

作物的产量

当马尔萨斯在 1798 年断言农业生产以算术级数增长，而

人口则以几何级数增长时，他没有预见到种植面积随着新世界的开拓而激增(马尔萨斯的论点是反马克思主义的，必须加以批判。——译者)。今天，发达国家和发展中国家已经种植的土地约占总土地面积的 11%。对可能开垦的土地的各种估计出入很大，但按照 Kellogg 和 Orvedal (1968) 估计，现有的 14 亿公顷可耕地至少可以增加到 32 亿公顷，还没有把立即可行的海水脱盐法打算在内。近年来多数国家农业生产的增长稍快于人口的增长。发达国家的生产增长几乎完全由于单位面积产量的增加；但在发展中国家，增产数的大约一半是由于谷物种植面积的增加 (Revelle, 1966)。在非洲和中、南美洲，已开垦土地的比例很小，可有相当大的增长。

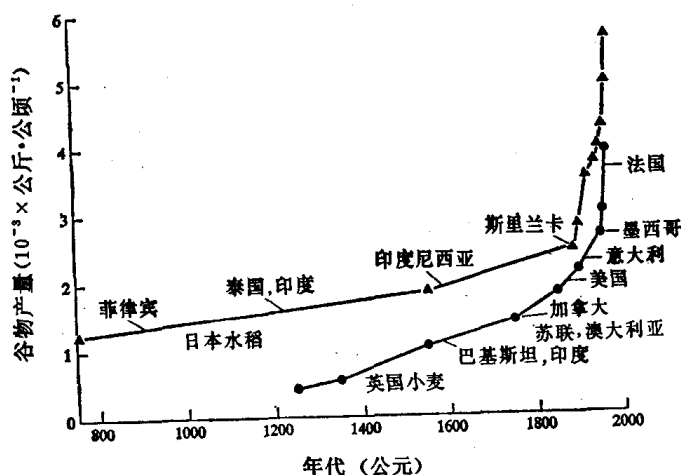


图 1.1 日本稻谷产量及英国小麦产量的历史趋向，与若干国家 1968 年的稻麦产量作比较。早期稻谷产量引自 Matsuo (1959)，早期稻麦产量引自 Gavin (1951)，近期产量引自《粮农组织产量年鉴》。

但在亚洲和发达国家，粮食生产的增加必须主要靠增加单产和复种，在那些地方这是可能的。

日本稻谷产量和英国小麦产量的历史趋向如图 1.1 所示。早期的产量数字引自 Matsuo (1959) 和 Gavin (1951)，自然是不完备的，但图中着重显示出这些国家近年来产量维

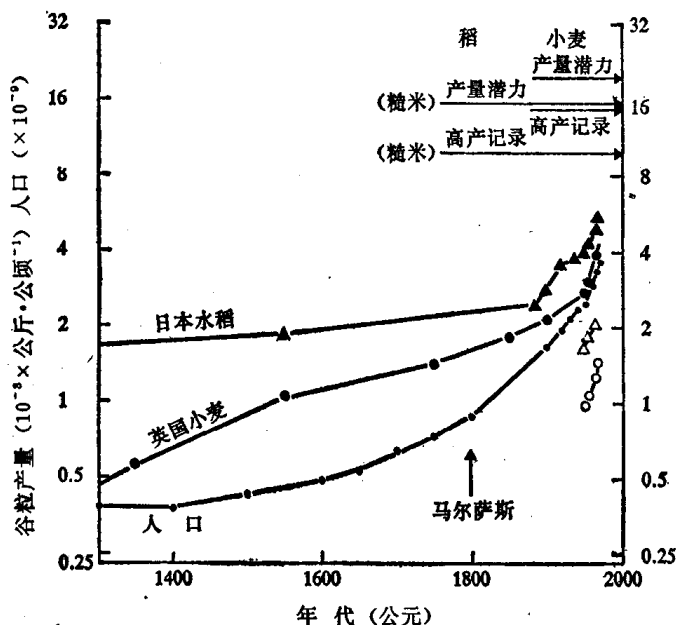


图 1.2 世界人口、日本 (▲) 和世界 (△) 稻米产量，英国 (•) 和世界 (○) 小麦产量的历史趋向。取材同图 1.1。世界人口引自 Clark (1967)。创小麦高产记录的是种在美国华盛顿的“格恩斯” (Gaines) 品种；创稻米高产记录的是种在日本的“大淀” (Ootori) 品种 (Y. Murata 的资料)。产量潜力的最高极限是按谷粒灌浆期每日每平方米 400 卡推算的 (Evans, 1973)。纵座标都是用的对数尺度。

持着明显上升的速度。其他国家的目前产量也在图中标明，但不要把这个当作那些国家农业上成熟程度的反映。举例说，加拿大、美国和澳大利亚的小麦产量低，是反映了这些国家的小麦种在较差的环境中。显然，改进农艺和提高生产潜力对这些作物的增产都有重大作用。

稻米和小麦是世界半数以上人口的主食，在图 1.2 中把世界人口的变化同稻、麦产量的变化作了比较，纵座标的尺度是对数，世界的稻、麦高产记录（分别为日本的“大淀”品种和美国的“格恩斯”品种）已经标明，同时还估算了每日每平方厘米 400 卡辐射量之下的最高产量潜力。高产记录和估算的最高限度产量可能有变化，但它们启示我们，世界平均产量充其量只能再加倍 3 次，而已经高产的国家只能再增产 1 倍多一点。在世界范围达到这样的潜在产量，需要大大增加用水量（由于城市和工业用水，已经显得紧张），增加不能自然增补的肥料如磷肥的消费，增加氮肥及其他肥料向江河湖泊释放，增加除草剂、杀菌剂和杀虫剂的施用量，还要增加农用化石燃料的消费。

作物进化的生理学问题

在植物驯化的早期阶段所发生的许多变化为几种作物所共有，其中包括 Vavilov (1951) 所谓的同型变异。Vavilov 还断言，几乎所有的作物都发生于仅仅 8 个起源中心，这些中心多半位于低纬度的丘陵或山地，彼此被沙漠或山脉所分隔。以后的研究工作认为 Vavilov 的多样化中心不一定是