



植物栽培生理

山东科学技术出版社

植物栽培学

郑广华 主编

山东科学技术出版社

一九八〇年·济南

内 容 提 要

植物栽培生理是植物生理学的一个分支。它主要研究与作物栽培有关的生理问题。

栽培生理范围很广。本书重点讨论作物高产、稳产、优质、低消耗的生理基础，特别是高产的生理基础，即有关光合性能、群体结构、个体营养，以及调节生长发育，培育壮苗，促进产品器官发展等方面的问题。在编写方式上，重视对资料的加工整理，力图从中找出规律性的东西，把它提高到理论上去，然后据此提出能指导生产实践的观点与原则来，为栽培措施进一步合理化，提供理论基础。

本书可作为植物生理学的补充读物，可供农业院校师生和农业科学工作者参考。

植物栽培生理

郑广华 主编

山东科学技术出版社出版

山东省新华书店发行

山东人民印刷厂印刷

787×1092毫米32开本 11.25印张 1插页 206千字

1980年4月第1版 1980年4月第1次印刷

印数：1—4,300

书号 16195·35 定价 1.00 元

前　　言

“农业是国民经济的基础”。如何促进农业现代化，在我国社会主义建设中具有十分重要的意义。

农业现代化中很重要的一条是栽培技术科学化。实行科学种田，使栽培措施能适合作物品种本身需要，真正做到合理化，达到高产、稳产、优质、低消耗的目的，这样才能促使农业生产迅速发展。

植物生理学是研究植物生命活动的科学，一般认为它是作物栽培合理化的理论基础。它能对作物在生长发育过程中出现的许多现象给予合理的解释，加深人们对自然现象的认识，从而能较好地去掌握它们。此外它还对农业生产提供一些新技术，如化学控制，溶液培养等等，因而在农业科学方面也普遍受到重视，并希望能用它的理论去指导生产实践。但是实际上它并没有起到预期的作用。原因何在？

我们认为植物生理学本身是一门基础科学，它和所有的基础科学一样，主要任务是认识自然。它的重点是分析研究植物个体内部各种生理机能的实际过程和内在质变。把这些搞清楚，如实反映出来，是植物生理学的任务。而农业科学上所关心的则是在群体和栽培条件下，各种生理机能的综合作用对于生长发育和产量品质的影响，重点在量变而非质变。

例如对于光合作用来说，植物生理学家侧重于研究光合过程中，光能如何转化成化学能，和CO₂如何被同化成有机物；农业科学工作者则更关心光合作用的强弱和光合产物的多少，以便获得高产。两方面的着眼点和侧重点不尽相同，所以难免有脱节之感。

要使植物生理学能更好适应促进农业现代化的需要，能用它的理论去指导农业生产实践，应该发展一个新的分支科学：它能把植物生理学和作物栽培学较好地结合起来，成为介于二者之间的边缘科学。它的主要内容应该侧重于讨论高产、稳产、优质、低消耗的生理基础。它从农业生产的实际需要出发去研究有关的生理问题，反过来又是从生理观点去分析、解决与作物栽培有关的实际问题。使它真正成为作物栽培技术合理化的理论基础。这样的分支似可称之为栽培生理学或作物生理学。目前有关这方面的资料在国内外也已积累了不少，并陆续出现了一些专著，说明栽培生理这一分支科学正在逐步形成。本书就是根据这一认识而作出的初步实践。

栽培生理涉及的面也很广。栽培植物种类很多，它们既有共同问题，也有特殊问题；既有大问题，还有各色各样的小问题。所有这些问题的研究、探讨与解决，都属于栽培生理学的范畴，但我们侧重于讨论有关高产、稳产、优质、低消耗的生理基础，这样一些共同性的重大生理问题，使对各种作物栽培技术的改进都有一定的参考价值。这样，它起的作用也许更大些。

从生理观点分析，要保证作物高产、稳产，必须有较多的产品器官和光合产物，前者主要决定于作物本身的生长发育，后者主要决定于作物本身的光合性能，而生长发育与光合性能的好坏均与群体结构和个体营养密切相关。至于优质问题，主要是某些成分的有无和多少，主要决定于代谢途径。低消耗则主要是对肥水的经济和合理利用的问题。由于有关代谢途径与品质关系的资料较少，特别是通过改进栽培技术去调节代谢来提高农产品品质的资料更少，暂时还难以汇集成为一个单元，只能附及，容待以后补充。目前，只重点讨论改善光合性能，建立合理的群体结构（涉及合理密植问题），改善个体营养（涉及肥水的合理运用问题），以及通过调节生长发育来培育壮苗和促进产品器官发达这四个方面。一些与农业生产关系较远的生理机制和生化内容，主要由普通植物生理学讨论，这里不再重复。

从材料处理上，我们认为不应满足于罗列资料和解释现象，而要根据已有资料和客观事实，进行分析综合，提高到理论上去，从中形成概念，找出规律，并能据此确定指导生产实践的原则，确立一些具有指导意义的观点。这样的理论能阐明栽培措施（如肥、水、密等）合理化的“理”，因而能进一步据此定指标、定措施，使原则性的口号（如合理密植、合理施肥、合理灌溉等等）变成有理论根据的、有规律可循的、有明确指标的和比较具体的东西。通过理论探讨，还能揭示生产中问题的实质，从而能较好地解决这些问题。它还能从生理上找增产潜力，有助于看出新苗头，找到增产

新途径。

经过我们多年的实践，初步证明用这样的理论来指导生产实践是可行的。曾用我们提出的原则、观点与途径去指导小麦生产，均已先后获得成功。因而我们敢于大胆提出来供有关方面参考。但是由于我们的理论水平和实践经验较低较少，存在问题必然很多，希广大读者指正。

编者于山东农学院植物生理教研组

1979年3月

目 录

前 言

第一讲 作物高产的生理基础——光合产物的形成、 积累规律及其调节	1
第一节 光合作用是作物产量的根本来源	2
一、光合作用的概况和意义	2
二、光合作用的过程和产物	4
三、作物对光能的利用	8
第二节 改善光合性能是作物增产的根本途径	15
一、光合性能的概念及其与产量的关系	15
二、光合性能的基本规律及其调节	16
三、光合性能在生产上的利用	58
第二讲 作物的群体和群体结构及其调节——合理 密植的生理基础	62
第一节 群体和群体结构及其矛盾分析	62
一、群体概念及其与个体的辩证关系	62
二、群体中的主要矛盾及其转化规律	65
第二节 群体的合理结构及其调节	69
一、合理群体结构的标准	69
二、群体结构的自动调节	69

三、群体结构的人工调节	75
四、群体结构的合理规划与数学处理	98
第三讲 作物的个体营养和肥水的合理运用	114
第一节 营养的概念和营养物质的作用	114
一、营养的意义	114
二、营养的类型	115
三、养料的种类和作用	116
第二节 个体营养的基本规律和改善途径	119
一、个体营养的衡量	119
二、有机养料的生产、消耗和分配规律及其调节	120
三、不同营养成分的适当配合及调节	158
四、通过肥水措施改变营养状况的实例	173
第三节 肥水合理运用的生理基础	175
一、肥水的生理功能及其作用	175
二、作物的需肥需水规律	188
三、合理施肥灌溉的指标	206
四、提高肥水效率的途径	218
五、肥水的合理运筹	227
第四讲 作物生长发育的生理基础及其调节	231
第一节 生长发育的基本规律及其生理基础	232
一、生长发育的概念及其相互关系	232
二、生长发育的基本规律	233
三、生长发育的生理基础	241
第二节 生长发育的调节	252

一、生长发育的自动调节.....	252
二、生长发育的人工调节.....	255
三、调节生长发育的几个原则.....	263
第三节 调节营养生长，培育壮苗	267
一、保证幼苗质量.....	268
二、力促根系健全发展，协调根与茎叶的关系.....	276
第四节 调节开花结实，促进产品器官的发展	291
一、作物转向生殖的条件及其生理基础.....	291
二、促进产品器官发展的途径.....	302
三、促进产品优质.....	341

第一讲 作物高产的生理基础—— 光合产物的形成、积累规 律及其调节

人民的衣、食主要靠农产品，许多轻工业也以农产品为主要原料，而这些农产品主要是靠作物生产的。因此，为了进一步发展国民经济、改善人民生活，必须进一步提高作物的生产能力。

我国广大农民对我国农业生产的发展作出了巨大的贡献。农业生产与当地的具体条件密切相关，因而许多丰产经验有很大的局限性，如何进一步提高到理论上，找出规律性的东西来，用以指导实践，是进一步发展农业生产的迫切需要。在这方面，关于作物高产的生理基础的分析研究，具有重大的现实意义。从理论上充分了解作物产量高低的生理原因，对于促使栽培措施合理化和进一步挖掘作物增产潜力，是十分重要的。

从生理观点分析，作物产量主要来自光合作用。所以要想高产，首先必须抓住光合这一根本环节。“向光要粮”，“向光合要产量”。

第一节 光合作用是作物产量的根本来源

作物产品多种多样，但推其源，主要都是光合作用的产物。

绿色植物具有一种特殊的本领，就是它的同化能力特别强，能把 CO_2 、水和N、P等简单无机物，同化成为各式各样的复杂有机物，来维持自身的生活。这种同化能力表现在许多方面，其中最根本最重要的，同时也是绿色植物所特有的，就是光合作用。这主要是利用光能同化 CO_2 的过程。

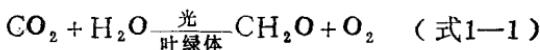
由于C是有机物中的主要元素，所以光合作用是合成许多有机物的基础，包括各种农产品在内。农业生产实质上就是利用作物这种特殊本领，以少量肥水换取大量的、丰富多彩的农产品的生产事业。这是劳动人民的伟大创造！

作物产量主要来源于光合。产量高低决定于光合产物的积累与分配。所以要想作物高产，最根本的一条，就是用合理的栽培技术，来促使光合产物有较多的积累，并较多地运到产品器官中去。这是高产栽培的基本原则。因此，为了能较好地去促进光合产物的积累与分配，有必要了解光合作用的具体情况。

一、光合作用的概况和意义

光合作用就是光能合成作用。绿色植物利用它特有的叶

绿体色素（主要是叶绿素）吸收光能，同化 CO_2 和水等无机物，使之经过复杂的变化而成为富含能量的有机物，这一过程，叫做光合作用。具体过程很复杂，一般常用下式表示：



在这里， CO_2 和水是光合的主要原料，光能是动力，叶绿体是光合的重要工具，碳水化物（ CH_2O ）等有机物和氧则是光合的产物。在此过程中，还在 CH_2O 中贮存了112千卡的化学能。光合作用的本质就在于把光能转变成化学能，同时把无机碳转变成有机物。这些有机物和化学能是一切生物（包括绿色植物本身）维持正常营养，进行生命活动的物质基础与动力。

由于绿色植物在地球上大量存在，它能以极大规模合成有机物（每年均可合成4500亿吨），放出氧气（每年约可放出4800亿吨），并把光能转变为化学能而贮存于有机物中（每年约可贮存180亿亿千卡）。其它许多过程，如动植物的呼吸、微生物发酵、各种物质的氧化与燃烧等等，都是消耗有机物、氧气和化学能的过程（图1-1）。由此可见，光合作用在地球上的物质（特别是C和 O_2 ）和能量的循环中起了何等重要的作用！正是由于光合作用，才能保证这些物质和能量的循环而不致被消耗殆尽，从而保证了各种生物所需物质和能量的供应，以及促进人类文明的顺利发展。对于农业生产关系更为密切。可以说，没有光合便不会有现在这样繁荣而发达的世界。

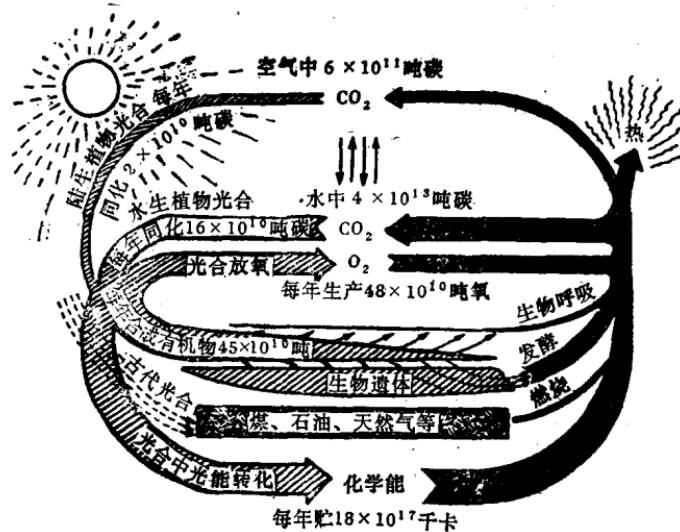


图 1—1 地球上 C、O₂ 和能量的循环

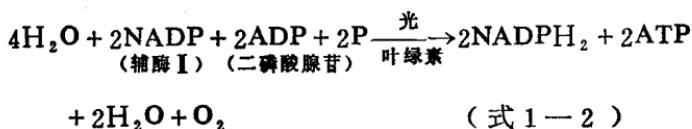
二、光合作用的过程和产物

(一) 光合过程

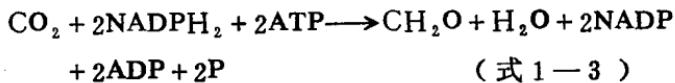
光合作用的具体过程非常复杂（具体情况可参阅普通植物生理学），直到现在还没有完全搞清楚。但是已经肯定，它基本上可以分为两个主要阶段：第一阶段主要是光化学反应，必须有光才能进行，可称为“光反应”。第二阶段主要是酶促反应，它不需要光（但在有光时也能进行），因而可称为“暗反应”。

光反应的主要内容是光能的吸收与转化。叶绿素吸收光

能，把水分子分解放出氧，同时形成高能化合物三磷酸腺苷（ATP）和还原态辅酶Ⅱ（NADPH₂），后者是一种强还原剂。这样，光能就被转化为化学能而贮于ATP和NADPH₂中。这一过程一般也称为光合磷酸化，可用下式表示：



暗反应主要是CO₂的固定和同化。多数植物，CO₂被二磷酸核酮糖（RuDP）羧化酶所固定，使它成为三碳的3—磷酸甘油酸中一个羧基，然后利用光反应中形成的ATP和NADPH₂还原成碳水化物，这时ATP和NADPH₂中一部分化学能转移入碳水化物中。这种方式可称C₃甘油酸途径，总的过程可用下式表示：



把式1—2和1—3结合起来，就得到式1—1。图1—2可示概况。

CO₂的固定还有其它方式。例如甘蔗、玉米、高粱、小米等植物有PEP羧化酶（PEP，即磷酸烯醇式丙酮酸），能使CO₂固定在三碳的PEP上成一羧基，而形成四碳的二羧酸——草酰乙酸。后者可进一步再把CO₂转交其它受体而形成甘油酸，然后还原成碳水化物。这种方式可称为C₄二羧酸途径。这类植物在CO₂固定后的最初产物为四碳化物，因而

亦称C₄植物，而把前面那种最初形成三碳化物的称C₃植物。这两类植物在光合性能上有较大差异。

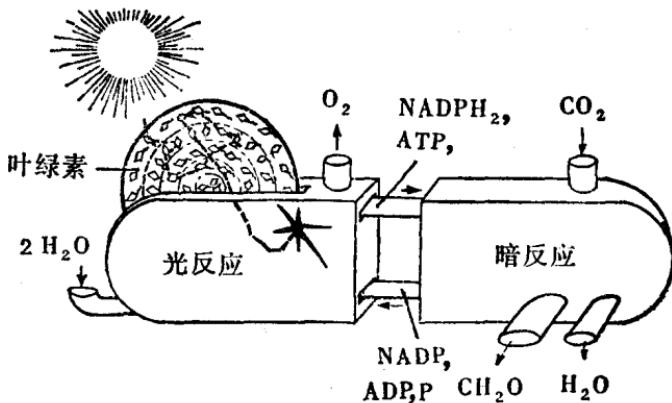


图 1—2 光合作用中光反应与暗反应的作用与联系

(二) 光合产物

光合产物的成分和数量与作物的产量、品质有密切关系。过去认为，光合中形成的稳定产物只有碳水化物，其它有机物则由碳水化物进一步转化而成。但是，后来经过放射性同位素C¹⁴的研究证明，光合中也可能直接产生有机酸、氨基酸、蛋白质和脂肪等。因为C¹⁴可以在照光后立即在这些物质中出现，所以光合产物的种类也是多样的。但在一般情况下，碳水化物仍是最主要的，合成的量也最多。

光合产物中不同成分的多少，与叶子老嫩、N素营养、光照情况等有一定关系。表 1—1 指出，成长叶以合成碳水化物为主，嫩叶则合成较多的其它产物如蛋白质等。低N条件

下，主要合成碳水化物；当N较多时，蛋白质等其它成分可大大增加，尤以嫩叶变化更大。光照较弱比光照较强的碳水化物的量相对减少，而其它产物相对增多，特别是在N较多时更为明显。另一些资料指出，光照成分对光合产物也有影响，红光下合成碳水化物较多，而蓝光下则有机酸、氨基酸和蛋白质的量相对增多（表1—2）。

表1—1 小麦光合产物在不同条件下的变化

光 照 强 度 (米烛光)	叶 子 老 嫩	N素营养水平	光合产物%	
			碳水化物	其 它
9000	成 长 叶	低	97.0	3.0
		正 常	55.0	45.0
	幼 嫩 叶	低	67.0	33.0
		正 常	4.2	95.8
35000	成 长 叶	低	99.0	1.0
		正 常	87.0	13.0
	幼 嫩 叶	低	71.0	29.0
		正 常	38.0	62.0

表1—2 光合产物与光质的关系 (单位：毫克)

作 物	碳水化物		蛋 白 质		有 机 酸	
	红 光	蓝 光	红 光	蓝 光	红 光	蓝 光
玉 米	25.25	18.38	1.39	10.9	0.33	1.80
向 日 葵	25.57	17.36	22.00	36.81	1.98	3.79

光合产物的种类与植物本身的生长发育也有密切关系，例如含N物质过多时，易于徒长倒伏。通过不同途径，调节