

〔美〕 R. L. 米歇尔著
顾慰连 戴俊英 叶金 谭宗尧译
郭公佑校

作物生长和栽培

农业出版社

作物生长和栽培

[美]R. L. 米歇尔著

顾慰连 戴俊英 译
叶 金 谭宗尧

郭公佑校

CROP GROWTH AND CULTURE

ROGER L. MITCHELL

The Iowa State University Press Ames

作物生长和栽培

〔美〕R.L. 米歇尔著

顾慰连 戴俊英 译
叶金 谭宗尧

郭公佑校

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)

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 11.875 印张 245 千字

1981 年 9 月第 1 版 1981 年 9 月北京第 1 次印刷

印数 1—7,700 册

统一书号 16144·2303 定价 1.20 元

译 者 的 话

R. L. 米歇尔编著的《作物的生长和栽培》一书, 1977 年由美国依阿华州立大学出版, 是一本理论联系实际的教学书。

作者改变了过去作物生产或作物栽培教科书或专著所遵循的, 一个作物继一个作物, 从形态、生理、生态、栽培技术、储藏加工等八股式的叙述方法, 而代之以阐明和探讨作物间生长与栽培的基本概念和共同规律, 并力求做到应用许多学科的知识 and 科研的最新成就, 围绕着高产而加以综合。以作物生产为中心, 把作物遗传、生理、生态、生化以及化学和物理的知识, 综合成为一个有效的生产系统, 把作物生产过程, 当作一个可以控制的系统而加以反复调节。这一观点是作者贯穿全书的思想脉络, 值得我们注意。

全书共分十五章。虽然有的章写得比较深入, 有的章节的内容(如根系的生长和发育)稍嫌单薄, 章节间的呼应也不太紧凑。但总的来说, 内容比较丰富, 观点比较新颖。这十五章从内容性质可分为三类, 即作物(代表性作物的生理、生态、生化, 个体生长发育, 群体结构、发展动态规律)、环境(宇宙因素、土壤因素和生物因素)和措施(调控环节)。作者主张把作物—环境—措施这三者统一起来研究, 也就是用综合的观点、发展的观点和定量的方法对待作物生长和栽

培过程。这一观点对于我们深入研究作物栽培学的理论体系，提高作物栽培的科研水平和教学质量，以便更好地为农业现代化服务，具有重要的参考意义。

此外，作者在前言中明确指出，既要培养读者深入理解农作物栽培实践的基本原理，同时又强调运用这些原理到生产实践中去的重要性。这一理论联系实际的观点无疑是正确的，他并且把作物栽培学和作物生理学很好地加以区别，因为后者往往只注意作物自身生理的研究，一般不包括高产栽培措施的制定和运用。

前 言

作为一门由作物、土壤、气候学各部分所体现的学科，农学独特的贡献在于，提供生物学、化学和物理学的知识综合成为一个有效的生产系统。随着当今出现的许多生物科学家越来越多地倾向于分子生物学（还原论者途径），这就不可避免地使农学家逐渐向合成和组成方面进行工作。本书的首要目的，是力求做到这一综合。其次，目前的处理不同于许多教科书所遵循的一个作物一个作物讨论的方法，代之以发展作物间生长与栽培的基本概念和共同因素的题材。这种方法打算强调发现于许多作物中的有实际应用价值的基本原理。在农学中基本概念经常是从诸如生物化学和植物生理学不同学科中其他基本概念综合或合成而来。

因此，这一讨论具有两个主要目的：

1. 发展一个用于农作物栽培的基本实践的重要原理的理解。

2. 发展一种应用这些原理到生产工作中去的能力。

在过去的十年中，对于扩大农业课程方面已有合理的加强，其中包括更多的人文科学、社会科学和经营管理方面的课程。部分由于这种原因，到农学系来的学生都没有学过植物生理学方面的有用的先修课，同时也可能没有完全修过有

关杂草、植物病理和经济昆虫方面的课程。因此，本书力求从事这些学科的论述。

作物生理和生产知识的探讨系于1963年我和Franklin P. Gardner一起以大纲形式发展起来的。因为和我一起化了许多时间计划和制订这一课程大纲，我对他表示感谢！同Jack Tanner富有想象力和辩论性的讨论，对本书提供了广度和深度，尤其在最初几章是这样。对此我谨表感谢！

我同样感谢 Robert Loomis, Dale Smeltzer和A. W. Burqer对整个原稿给予最有帮助的审定；以及我的同事I. C. Anderson, C. J. demooy, E. R. Duncan, F. P. Gardner, Detroy Green, Frank Schaller, D. L. Stamp, David Staniforth和D. G. Wooley阅读了各章，并提供了有益的评论。我对Ina Couture夫人和Ida Morgan夫人的打字和Sharon Hendricks夫人绘制若干草图表示感谢。Tom Kelly和Larry Barr热心地绘制了许多插图。

目 录

前言

第一章	叶子和光能的转化·····	1
第二章	叶子和作物表面对光的利用·····	15
第三章	矿质营养·····	49
第四章	碳水化合物、蛋白质和脂类营养·····	74
第五章	与影响作物生长有关的限制因素和概念···	98
第六章	植株密度、植株分布和作物产量·····	109
第七章	生长调节剂·····	132
第八章	生长与分化·····	153
第九章	根的生长与发育·····	182
第十章	种子的发育、萌发和生产·····	204
第十一章	播种·····	237
第十二章	农作物的冬季和干旱成活性（农作物的 越冬和抗寒性）·····	259
第十三章	杂草的防治·····	275
第十四章	病虫害问题·····	304
第十五章	收获和贮藏·····	333

第一章 叶子和光能的转化

农业基本上是一个利用光合作用的系统。光合作用作为人类所需能量的主要来源——从吃的食物、家畜的饲料，直到赋予保暖设置以及汽车动力的燃料。作物生长与栽培的研究是建筑在这一事实上即农作物的产量最终取决于光合作用系统的规模和效率。所有其他的作物管理实践都是从这一观点出发的。由于光合作用是作物生产的基石，因而重要的是，进一步理解推进光合作用所获得的能量是怎样贮存和释放的，最后还要考虑到叶子的解剖特征和植物的生物化学过程如何互相作用而截取和贮存辐射能。

能 量 的 转 化

地球上所有的生物能最初都来自太阳的核聚变反应（图1—1）。以氢放出的辐射能，融合成氢，并提供推动力，使二氧化碳和水形成碳水化合物（例如葡萄糖）。这一二氧化碳和水合成碳氢键是一种需能（吸能）反应，其中当太阳能（辐射能）固定入碳原子化学键时，自由能即大量增加而分解（熵）则减少。通过这个过程，太阳的高级能变为有机分子的中级能，而这一中级能又以热的形式消散为低级能，最终则变为

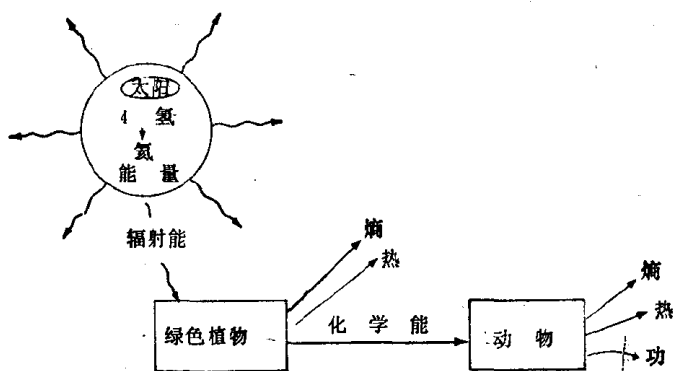
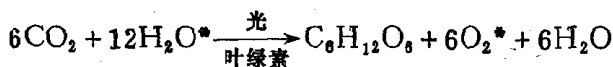


图 1—1 生物界中能的流动

无效的熵（分子的无序性）。因此光合作用是代表一个截获辐射能和朝着高熵方向逆转的紧密结合的综合系统。

从太阳释放出来的辐射能含有比用之于光合作用的光谱要广得多。这种辐射的一部分，通过地表上空二氧化碳、臭氧和水各层的过滤，其落到地面的残余部分可供作推进光合作用的热或能的来源。光合作用所利用的那一部分的光谱，主要是为绿色植物叶绿素所吸收，虽然其他的有机体的确也具有类似叶绿素功能的独特的色素系统。随着能量为叶绿素捕获之后，二氧化碳和水化合为贮存能量形式的合成反应也就发生了。对植物干物质的分析，突出显示了二氧化碳和水对于形成最终产量的惊人的贡献，大约多达 90—95% 的干物质重量是由这两种物质合成而来。换言之，仅有 5—10% 是必须来自作为土壤资源和商品肥料的一部分所换得的矿质营养和氮，而二氧化碳和水，除了灌溉农业以外，都是不用任何直接代价就可以获得的。

什么是光合作用?光合作用可以解释为光还原作用(Photoreduction), 其中水系作为氢的主要供体, 用以还原二氧化碳中的碳价, 其作用可以下列方程式表示:



(* 指明观察到过程中氧的释放都是来之于水)

叶 子

作为高等植物光合作用主要器官的叶子, 进化使其提供了一种结构, 既能忍受严酷的环境, 又能有效地吸收光合作用所需的光能。叶子具有: (1) 一个大的外表面, (2) 广阔的内表面, 以及互相连结的空隙, (3) 大量的叶绿体, 特别存在于栅栏细胞之中, (4) 维管细胞和光合细胞之间的紧密关系 (图1—2)。对气体交换和光能截取来说, 理想的叶子最好只有一个细胞的厚度, 但是为了生存, 严峻的自然环境使其需要几层细胞。

叶子的每一部分因有助于机能的效率而发生演化。表皮层对水分的损失起着屏障的作用, 这主要是由于这一多细胞的单层系为角质层的蜡层所覆盖。所有的表皮和角质层都是近乎透明的, 因而使光易于进入。栅栏细胞是长方形的, 其长轴定位通常与叶表面成垂直。每一个栅栏细胞含有大量的叶绿体。在光合作用过程中, 特别是在高光强度下, 这些叶绿体通常都沿着栅栏细胞壁集聚。

海绵状的叶肉细胞之间有相互联结的空隙, 使二氧化碳

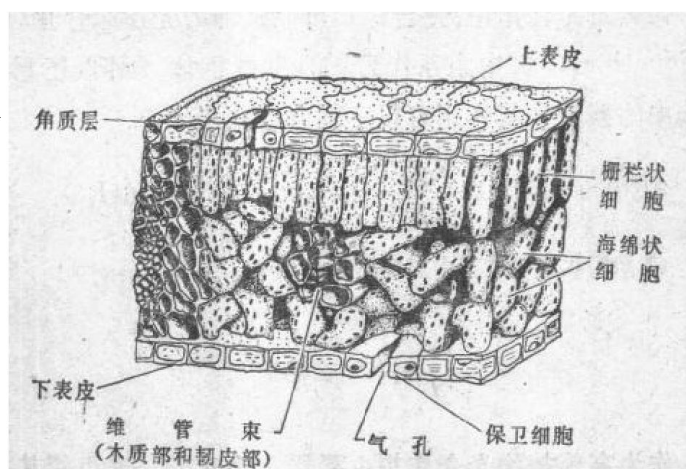


图 1—2 叶的透视图（注意栅栏状叶肉细胞和海绵状叶肉细胞形状的差异）

容易移到栅栏细胞和利用二氧化碳的地区去。在栅栏状叶肉细胞的表面，二氧化碳溶解于水（从木质部得来的）并通到叶绿体。因此，叶绿体对于光的截取和气体的供应，都是很好的场所。

在具有平行叶脉的叶子中，气孔排列成行，而在网状脉的叶子中，气孔则是分散的。保卫细胞围绕着气孔的通路，是唯一含有叶绿素的表皮细胞。此外，气孔在表皮中产生唯一的细胞间隙。当气孔开放时，二氧化碳和水自由通过它们而移动。在植物叶子中，相对湿度通常达到 100%，而叶外则在 100% 以下。这就有助于快速的蒸腾，并使蒸腾即使在植物水分供应受到限制时也还得以继续。这一水分的损失也许不利于作物最终的产量。因此探索减少蒸腾作用丧失水分的方法，正在进行广泛的研究（Zelitch, 1963）。

泡状细胞一般出现在禾本科草类的叶子中，或者集中于中脉，或者扩散到整个叶子。这些大的薄壁细胞在干旱应力下萎缩，使叶子折叠卷曲，结果水分的损失便可以减少。然而泡状细胞实际上作为叶子平展机制，也许是更为重要的，因为当细胞饱满，而环境条件又有利于最大的光合率时，这些细胞便使叶子平展。

一个典型叶子的栅栏细胞的成分（表 1—1）符合几个细胞组成部分数量频率正确排列的位置。叶绿体可以从细胞中移去（如同移去其他的细胞颗粒一样）并单独进行研究。植物育种家和生理学家已经指出，从同一种的不同的品系和品种分离出来受到光的叶绿体，可以观察到其中腺苷三磷酸（ATP）形成速度之间的差异（Kleese, 1966; Mifflin 和 Hageman, 1966）。这就表明：一个光合作用器官最基本的成分，从一个遗传品系到另一个遗传品系都是有差别的。

表 1—1 典型植物细胞中的亚细胞颗粒

（仿照 Bonner 和 Varner, 1965）

亚 细 胞 颗 粒	直 径	数 目 / 细 胞
核	5—20 微米	1
叶 绿 体	5—20 微米	50—200
线 粒 体	1—5 微米	50—2,000
核 糖 体	250 埃	5—50 × 10 ⁵
酶 分 子	20—100 埃	5—50 × 10 ⁵

这一观察可为育种家提供一个工具，使其在早期和开始时就能选择高产的品系。

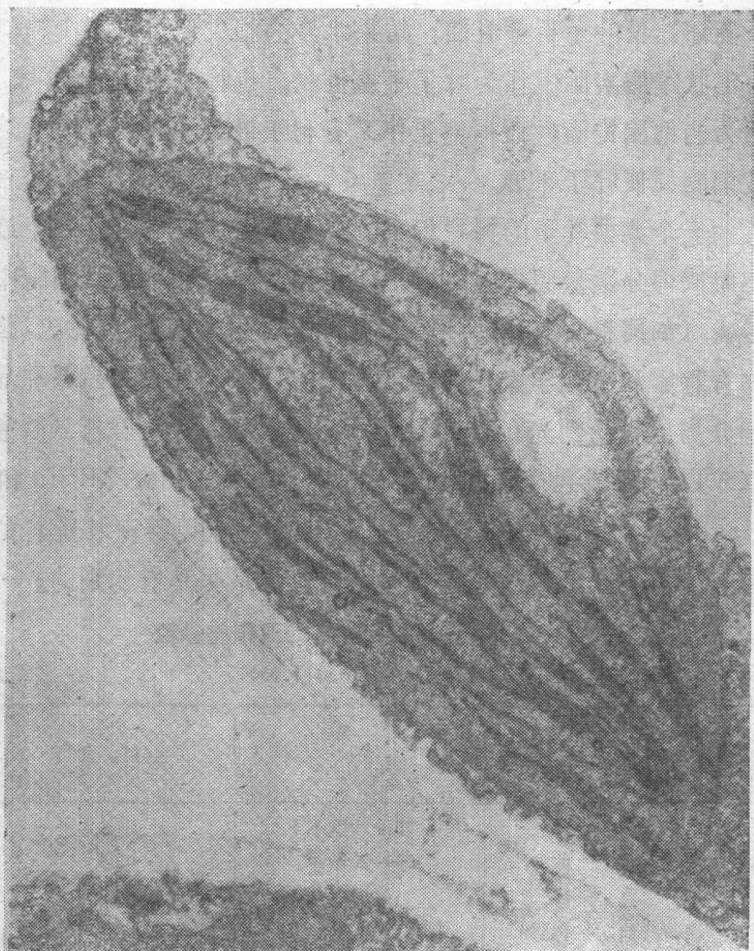


图 1—3 苜蓿叶绿体的显微照相 (放大64,500倍)(Stifel等人, 1968)

光 合 作 用 器 官

近年来，用电子显微镜检术已经可以更为准确地观察植物的光合作用器官。苜蓿的叶绿体（图 1—3）显出两个关键的区：（1）基粒，是叶绿素集中的所在，光反应便在那里发生，（2）基质，是不太致密而颜色又淡的地区，暗反应中的二氧化碳还原便在这里出现。叶绿体是一个椭圆形体，密 1—10 微米，通常具有一系列薄片层层堆砌形成基粒的特征（图 1—4）。一个基粒系由蛋白质、叶绿素和磷脂层所组成，所有这些物质都是互相紧密结合并能使电子便于快速传递。

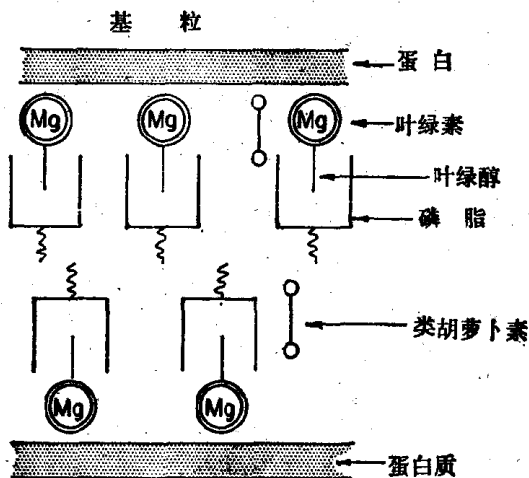


图 1—4 片层的横切面（描绘光合作用器官几个成分之间的密切关系）

按干重计，叶绿体含有：

	%
结构蛋白	29—32
基质蛋白	16—18
磷 脂	21—22
核糖核酸 (RNA)	5
叶绿素a + b (3:1)	5—10
类胡萝卜素	1—2

主要色素叶绿素，一种含镁卟啉化合物，集中于基粒之中。叶绿素的分子系由四个吡咯环和与其结合位于中央的一个镁离子，及一个叶绿醇的醇基所组成（图 1—5）。卟啉环中单、双键交替的更迭键使叶绿素具有独特的光吸收特性。这个系统在截获光能，从而转化为潜在的化学能方面是有效的。

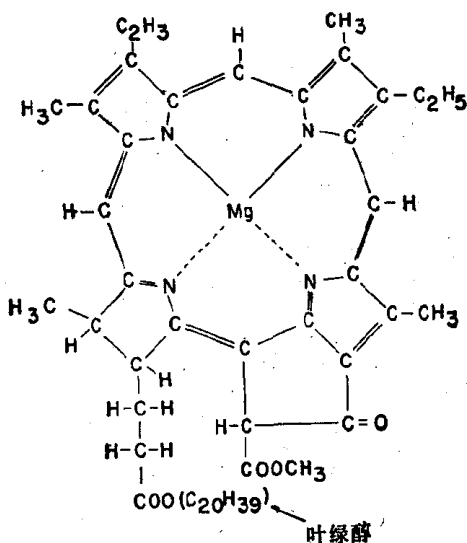


图 1—5 叶绿素分子

光 合 作 用

作为理解光吸收机制的第一步，回顾一下光的性质是重要的。光是以不连续的一束束称为光子移动的。当每一个光子撞击叶绿素分子时，便激发一个电子，提高电子到一个高能水平，并使之在光合作用系统中具有将这一能量转移到其他化合物中去的能力。不同的光子（从广义上看，也许类似波长）对其所引起的电子激发的程度，具有不同的作用。在红光范围内，光子的能量恰足以激发一个电子，因而提供了一个高能效率的比率。对比之下，蓝光则含有更多的能量——事实上，较激发一个电子所需的能量为多——因而导致一个低能效率的比率，因为蓝光的单个光子仍然执行着激发一个电子的单一步骤。绿叶上可见光的作用光谱描绘如图 1—6。乙醚中叶绿素 a 的吸收光谱在绿光区内，其所以不同于作用光谱，在于它的表现活性降低得较少，而在蓝光和红光区内，由于都具有较大的作用光谱和光吸收光谱的强势，所以才相类似。

在光的利用过程中，类胡萝卜素起着辅助色素的作用。这些类胡萝卜素在吸收光能并将其传递到叶绿素所起的作用不大。此外，类胡萝卜素似乎具有吸收叶绿素所吸收的过多能量的能力，从而减低了叶绿素光破坏作用的速率。

光强度的增加并不能增加植物的光合率。F. F. Blackman 曾于 1905 年指出，高于一定的光强度，光合作用并不因照明强度的增加而加速。他曾提出这是合成反应的黑暗部分（非光化学的）的证据。随后有人指出，从高强度闪光得