

作物栽培的生理基础

娄成后 崔 澍 编著
阎隆飞 韩碧文



科学出版社

作物栽培的生理基础

姜成后 崔 激 编著
阎隆飞 韩碧文

科学出版社

1980

内 容 简 介

本书的内容是结合农作物的栽培技术,就植物生理学的基础知识方面,来说明种子发芽与育苗生理,作物的矿质营养与土壤改良及合理施肥,水分生理与合理灌溉,光合作用与合理密植,生长发育与田间管理,病害及虫害生理与植物保护,呼吸代谢与农产品的贮藏等问题。本书共分七章,每章根据作物的栽培技术,适当地与植物生理学中有关领域的理论结合起来,予以简明的阐释。

本书可供农业技术工作者、农业院校师生与植物生理学工作者的参考。

作物栽培的生理基础

柴成后 崔 激 编著
阎隆飞 韩碧文

*

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1980年11月第 一 版 开本:787×1092 1/32

1980年11月第一次印刷 印张:9 1/4

印数:0001—8,310 字数:210,000

统一书号:13031·1413

本社书号:1952·13—12

定 价: 1.15 元

前 言

栽培作物的目的,是为了获得人民生活需要的作物产品,也就是作物的根、茎、叶、花、果实。粮食作物主要取自作物的果实,例如小麦、水稻、玉米等;也有取自作物的根或茎的,例如甘薯和马铃薯。蔬菜主要取自作物的茎、叶和果实,少数取自根或花。水果主要取自果树的果实。至于经济作物则根据需要,分别取自作物的各个部分,如烟、茶取其叶;甘蔗、麻类取其茎;甜菜、人参取其根;红花取其花;砂仁取其果。

为了达到以上目的,必须根据作物的特性和当地的自然条件,因地制宜,加以培植。从而得到高产优质的作物产品。

植物生理学是研究植物生命活动基础理论的科学,它主要包括水分生理、矿质营养、光合作用、呼吸代谢、生长发育等领域。这些领域与作物栽培密切相关的。例如种子发芽与育苗生理,矿质营养与土壤改良及合理施肥,水分生理与合理灌溉,光合作用与合理密植,生长发育与田间管理,病理生理与植物保护,呼吸代谢与农产品的贮藏,光合作用、生长发育和矿质营养等都与品种改良有关系,甚至工具改革也不能说与植物生理学无关,例如灌溉工具的改革,必须与作物的水分生理结合起来,播种、移植、收割等机械的改革必须与作物的生长发育特性结合起来。它们之间的关系既然如此密切,从广义上说,植物生理学应该是作物栽培的理论基础。

这本书就是根据以上想法编写的,把作物栽培适当地与植物生理学的有关领域结合起来,并按照作物的生长过程作为各章的顺序。全书共分七章。第1章是发芽与成苗的生理基础,主要讲发芽和成苗过程的形态建成,物质转化,能

量交换与转移,以及与环境条件的关系。第2章是水分生理与合理灌溉,主要讲土壤-植物-大气连续系统中水分的转移,植物对水分的吸收、传导和散失,水分失调对植物的影响以及合理用水。第3章是矿质营养,主要讲植物需要的营养元素及其生理作用,吸收和运转,环境条件与营养的关系,土壤性质对营养的影响以及合理施肥。第4章是光合作用与合理密植,主要讲光合作用的基本概念,光合作用的器官,光合作用的过程,影响光合作用的条件以及提高光能利用效率的途径。第5章是生长发育及其促进与控制,主要讲生长发育的概念,周期性,相关性,植物激素,生长发育的调节与控制。第6章是植物保护的生理基础,主要讲作物病害和虫害的致病原因及生理变化。第7章是农产品贮藏的生理基础,主要讲种子、水果和蔬菜在贮藏中的生理变化和环境条件的关系,农产品的主要贮藏方式及原理。从各章的内容不难看出有些不平衡,这一方面是由于各方面发展的快慢不同,另一方面是限于时间未能广泛地查阅有关资料。

当前,全国人民正在意气风发、万众一心,为在本世纪内实现四个现代化而努力。农业是国民经济的基础,科学种田是农业现代化的重要组成部分。我们编写这本书的目的是为了早日实现社会主义现代化,在新形势下,对农业生产战线上广大科技人员和知识青年提供一些与作物栽培有关的植物生理学知识。由于作物栽培是一个极其广泛而又复杂的课题,把它与作为基础科学的植物生理学有机地结合起来,限于我们的实践经验和理论水平,确实存在不少困难。错误之处,请读者批评指正。

参加编写工作的同志,其所担任的各该章节,均在目录上予以列出,但在第6章中,有关作物虫害的生理基础一节,是特邀请北京农业大学管致和同志执笔的,特在这里予以说明。

目 录

前言

1. 发芽及成苗的生理基础	(娄成后)	1
1.1 发芽是大田作物生产的开端		1
1.2 细胞是植物的基本结构单位		3
1.3 种子萌发中物质与能量的转变		14
1.4 外界条件与种子内部状态对发芽的影响		22
1.5 种子的保存与处理		28
1.6 高等植物生长的一般进程		30
1.7 高等植物的生长区域与生长方式		34
1.8 幼苗的成长和它对环境适应		44
1.9 育苗移栽		52
2. 水分生理与合理用水	(娄成后)	54
2.1 有收无收在于水		54
2.2 “土壤-植物-大气”连续系统中水分的转移		58
2.3 植物对水分的吸收、传导与散失		67
2.4 水分失调对植物的影响以及植物对它的适应		79
2.5 合理灌溉与节约用水		86
3. 营养生理与合理施肥	(崔激)	89
3.1 植物营养是合理施肥的理论依据		89
3.2 作物所需营养元素的种类、作用和缺乏症的诊断		92
3.3 诊断作物营养状态的方法		110
3.4 作物对营养元素的吸收和在体内的运转		117
3.5 氮在自然界的循环和生物的固氮作用		120
3.6 土壤性质与作物营养的关系		124

3.7 肥料的种类、性质和作用	134
3.8 作物的合理施肥	139
4. 光合作用与合理密植(阎隆飞)	143
4.1 合理密植	143
4.2 光合作用	144
4.3 外界条件对光合作用的影响	147
4.4 作物群体的光合作用和光能利用	151
4.5 提高作物光能效率的途径	155
4.6 植物进行光合作用的器官	159
4.7 植物进行光合作用的过程	166
4.8 植物的光呼吸	171
5. 生长发育及其促进与控制(韩碧文)	175
5.1 植物生长发育的特征	175
5.2 植物生长发育中的周期性	180
5.3 植物生长发育中各部位的相互关系	192
5.4 植物的组织和细胞培养	199
5.5 植物激素与人工合成的生长调节剂	203
5.6 控制农作物的生长发育	218
6. 植物保护的生理基础(阎隆飞、管致和)	235
6.1 作物病害的生理基础	235
6.2 作物虫害的生理基础	249
7. 农产品贮藏的生理基础(崔激)	264
7.1 农产品贮藏的重大意义	264
7.2 收获及后熟与贮藏的关系	264
7.3 种子、水果和蔬菜在贮藏中的呼吸代谢特点	265
7.4 大气因素与农产品贮藏的关系	273
7.5 农产品的主要贮藏方式和原理	279
7.6 粮食、水果和蔬菜的贮藏方法简介	285

1. 发芽及成苗的生理基础

1.1 发芽是大田作物生产的开端

粮食作物的生产，通常是从大田播种开始的，而以收获新种子作为终结。可是大田播种却不限于种子或果实(生殖体)，也可以是葱蒜的鳞茎、马铃薯的块茎(繁殖体)甚或是甘薯发出的枝条(营养体)。收获的主要对象也可以是其中任何一者。大田中不论是用那种方式播种，生产实际上却都是从它们的发芽开端。芽是高等植物中在繁殖与延续生存上最主要的器官，上千年的大树，树干已大部枯朽，却能从它尖梢的芽上滋生出幼嫩的枝条来。种子的芽是从茎、叶、根具备的胚胎发育出来的，繁殖体与营养体内的芽，则具有胚胎状态的茎与叶。它们的根是在萌动后，从器官或植株的基部滋生出来的。这种不定根在作物里经常发生，但是不定芽的发生在作物中却难得出现。只有甘薯、柳树等少数植物可以靠不定芽来繁殖。因此在用枝条繁殖中，需要注意留芽。

1.1.1 繁殖、保存与改良作物品种的途径

作物生产中主要靠芽来繁殖，而芽却是一个复杂的结构。把它用刀解剖开来，取下任何一小部分的切片，放在显微镜下观察，就可以看到它是数不清的、多种多样的、纤小细胞所组成。现在已经知道，细胞是所有生物的最基本的结构单位。植物的躯体不管多么庞杂多姿，仔细追究，最终都是由一个细胞的分生与分化逐渐形成的。细胞的分生就是指细胞可以一分

为二，二分为四，……就这样越来越快地增多；细胞的分化就是指细胞可以由一种分化出两种，以至衍生出多种不同的细胞来。种子的芽远在植物开花后，就由一个受精的卵细胞在形成种子的过程中，发育出来。大蒜头的芽可以追溯到它来自大蒜茎尖的分生细胞。近年来靠人工的精心培养，已能作到可以从植物体上分离出来的一个细胞培育出新芽来。这芽可以发育成一个完整的植株。农业生产与科学技术的发展，不断地在选育出高产、优质、抗病等适于不同地区和不同生长季节种植的作物品种。一方面我们要保存与繁殖出一些良种，在生产上充分发挥作用；另一方面，我们还要继续改良这些品种，使之更能适应新的农业生产形势。因此，我们不仅靠天然的与人工的杂交（有性生殖），还可采用嫁接、扦插、压条等无性繁殖、单细胞以及茎尖分生细胞的人工培育、体细胞杂交以及一些人工诱导遗传变异等新方法，它们已先后在我国农业生产上发挥作用(见图 1.1)。

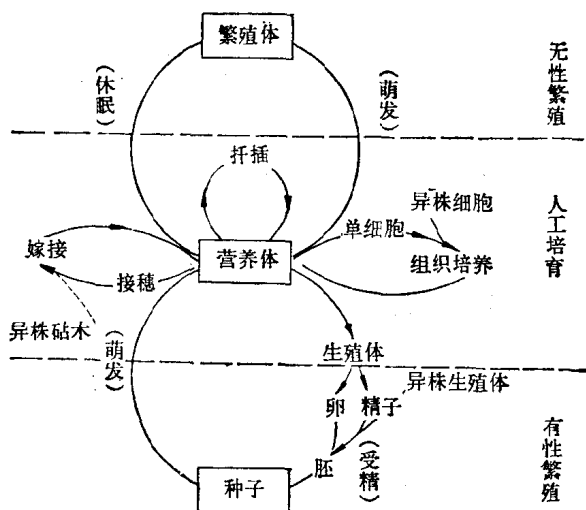


图 1.1 作物繁殖的几种方式以及保存和改变品种特性的措施

1.2 细胞是植物的基本结构单位

1.2.1 植物细胞的结构与功能

细胞是植物的基本结构单位。从一个自力更生的单细胞绿藻来看。它可以执行一切植物生理上重要的基本功能。为了掌握作物生产的基本规律，我们需要对细胞的结构与功能作些扼要的介绍。

植物细胞的结构，用低倍显微镜就可以观察到的，就是它外围的坚硬细胞壁。它的生活物质却是在细胞壁的内部，在高倍显微镜下，用固定染色的方法，才能清楚地显现出来。它是一团近于透明的胶粘物质，叫作原生质。原生质可以分作细胞核和细胞质两大部分。细胞质中又可找到绿色或无色的质体，以及形状不规则的线粒体。原生质在幼嫩细胞中和在长大定型的细胞中，所占据的地位大不一样。幼嫩的分生细胞的内腔几乎完全被原生质给充满（参见图 1.3）。而长成细胞（图 1.2）的体积，往往要比分生细胞大几百倍到几千倍（如西瓜的果肉细胞），细胞的中间绝大部分（70—90%）被充满水液的液泡给占据，外围的细胞壁在不断地扩大、增厚与加固，细胞赖以保持它的固

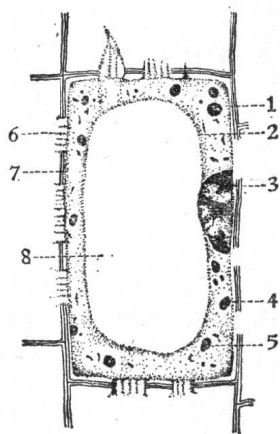


图 1.2 高等植物细胞模式图

1. 质膜； 2. 液泡膜； 3. 细胞核；
4. 质体； 5. 线粒体； 6. 胞间连丝；
7. 细胞壁； 8. 液泡。

定形状。原生质在细胞生长中增加得有限，这样就被液泡排

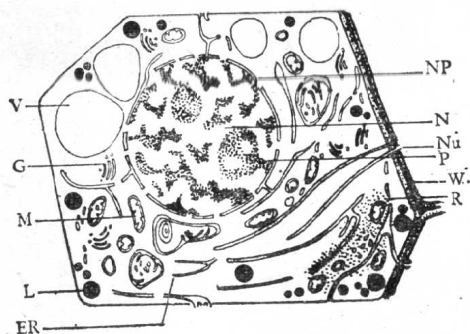


图 1.3 分生细胞内部细微结构的模式图

ER. 内质网; G. 高尔基体; L. 油脂; M. 线粒体; N. 核; NP. 核孔;
Nu. 核仁; P. 胞间连丝; R. 核糖体; V. 液泡; W. 细胞壁。

挤到周围,并紧贴在细胞壁的内面,形成一个薄囊。长成细胞的结构有些像一个小足球,外围是坚硬的球皮(细胞壁),内部充满气体(液泡),中间是它的内胆(原生质)。由此看来,细胞在生长中,虽然原生质略有增多,主要是靠原生质向内分泌各种溶质,并吸收水分来充实液泡,以及向外部沉积物质,用来加大与增厚细胞壁。芽的增长主要是幼嫩细胞生长与扩大的外部表现。

近些年来用电子显微镜,把幼嫩细胞内部作放大万倍以上的观察,更进一步地看到原生质除了上述的结构外,还有不少更为细致的粒状、囊状、管状的结构。原生质的这些细微结构,都各自执行一定的功能,统称为细胞器。细胞质外面被一层膜所包围,细胞核、质体、线粒体、液泡以及其他细胞器,也各自有它们的外膜。细胞器间不是彼此孤立各不相干,而是有膜组成的管道所谓内质网,把它们密切地联系起来成为一个内膜体系。正象一个工厂要分成许多车间,各车间分工执行生产中的一项目务,原生质中的各细胞已证明就是各个的车间。车间之间又必需有密切的联络,才能协调配合,共同来完成总

的生产程序。看来内质网就是联络细胞器的通道。例如,胞核现下可看作是细胞的蓝图储备与设计的车间。它随时从蓝图中制造一些模板。模板穿过核孔沿内质网的管道,运送到管壁周围的核糖体。就在那里靠线粒体供给的能量与细胞质的原料,按照模板来复制新的为细胞生长所必需的物质。

1.2.2 高等植物的细胞结构

为了适应陆生环境,植物具有根、茎、叶等器官,分别在土壤与大气中,执行各自的功能。植物是由细胞构成,这些器官势必是由细胞逐级的分化才能建成。细胞在分化与成长中,具有同一形状、同样分工的一组称为组织。许多种组织结合在一起才能形成一个像根、茎、叶那样的器官。从植物的整体来看,植物的各个部分都是由分生、表层、基层与输导组织系统来构成的(图 1.4)。分生组织系统分布得比较分散,多集中在茎根的尖端和植物的生长关键所在,沿树干长度的分生组织(形成层),就是它日益加粗的成因。分生组织系统虽然分散,但在功能上却时常是气息相关的。例如主枝上侧芽分生组织的生长,就受主芽的控制。表层组织系统遍布周身,执行保护躯体以及和外界进行物质交换的任务。基层组织系统执行各器官的主要功能以及储藏物质。输导组织系统贯串植物全身,担任器官

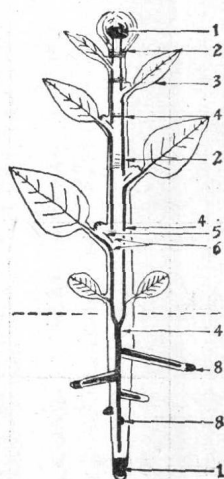
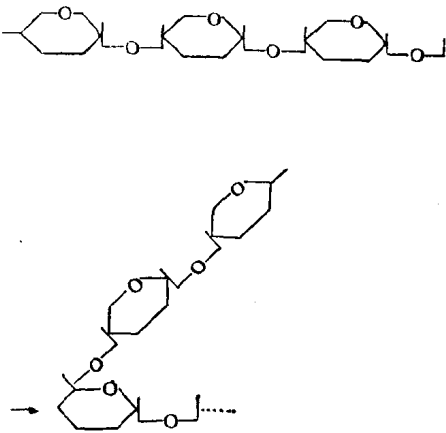
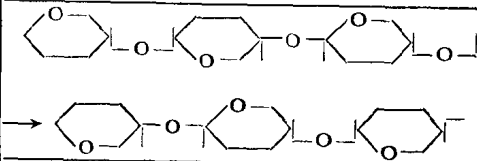
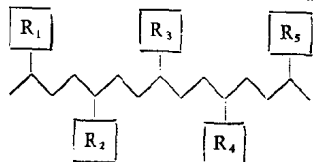
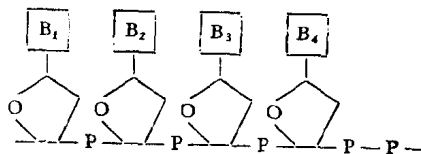


图 1.4 高等植物的各种器官与组织系统

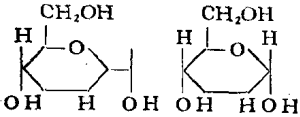
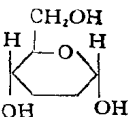
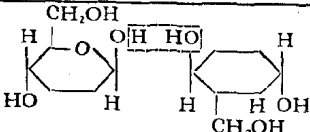
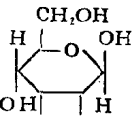
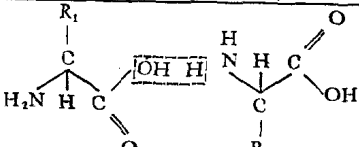
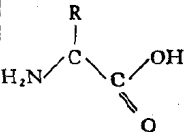
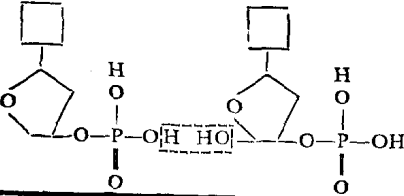
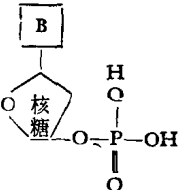
1. 顶端分生组织(芽); 2. 居间分生组织; 3. 叶片边缘的分生组织; 4. 茎和根的原形成层和形成层的发端; 5. 枝条的原始部位以及枝迹; 6. 叶隙和枝隙; 7. 根端分生组织; 8. 侧根的发端。

表 1.1 植物细胞内与日常生

品 名	用 途	高 分 子 结 构
聚乙烯	塑料制品	$ \begin{array}{cccc} & H & H & H & H \\ & & & & \\ H & -C & -C & -C & \cdots & C-H \\ & & & & \\ & H & H & H & H \end{array} $
淀 粉	储备食物	
纤维素	保护物质与建筑材料	
蛋白质	原生质	
核 酸	细胞核的主要组份	

* 表上所列高分子分别代表两类不同的结构。聚乙烯、淀粉、纤维素都是由质与核酸是由多种单体聚合而成的高分子,属于-a-b-c-d-b-c-d-a-类

活中常见的几种高分子结构*

单体的聚合方式	单 体	附 注
$ \begin{array}{cccc} \text{H} & \text{H} & \text{H} & \text{H} \\ & & & \\ -\text{C} & -\text{C} & -\text{C} & -\text{C}- \\ & & & \\ \text{H} & \text{H} & \text{H} & \text{H} \end{array} $	$ \begin{array}{cc} \text{H} & \text{H} \\ & \\ \text{C} & =\text{C} \\ & \\ \text{H} & \text{H} \end{array} $	
		淀粉的长链有分支。
 葡萄糖的氧键结合		构成纤维素的单体都和淀粉一样都是葡萄糖,但有些不同并且只形成单链。
 氨基酸的肽键结合		氨基酸上的侧链R约有 20 种
		B 为碱基, 共有 4 种

一种单体聚合而成,这样形成的高分子是单调的,均属于-a-a-a-a-a类型。蛋白型。这类高分子由于其单体的组合与排列的不同,可以有无穷尽的花样。

间水分、溶质等物质的运输。每个组织系统包括分工相近似的一些组织。如输导组织系统内就有传导水分的导管、运输食物的筛管与维护管道的纤维组织。

1.2.3 细胞的高分子结构

正和人类和动物维持生活所必需的营养物质一样,植物细胞的化学成分有水、碳水化合物(淀粉、糖类等)、蛋白质、核酸、脂质、有机酸、无机盐以及小量的维生素、微量元素等化合物。虽然植物细胞最大成分是水(70—95%),细胞的固定结构却是由上述那些有机物组成的。绿色植物在生产上最主要的特点,为一切生命活动所依赖的,就是它能够利用地面上广泛存在的水分和土壤中高度稀释的简单的无机化合物(以百分之几的浓度计)。它一面吸取这些物质;一面吸取太阳光的能量,来合成各色各样的极其复杂的有机物。

虽然各种化学元素几乎都可以在不同植物中找到,但是构成植物必需的元素却只有约20种。它们都属于较轻的元素。植物的化学成分中绝大部分(98%)是C、H、O三种元素。CH链是有机化合物的骨干。植物细胞最大的成分是水,细胞在光照下,首先合成的有机物是溶解于水的酸和糖,这些小分子不能形成细胞的固定结构。它们很快地在细胞内聚合成为高分子,由单体的糖串连在一起成为聚合体,我们在工业上合成化学纤维与塑料制品也是利用单体的聚合过程。常用的塑料和聚乙烯,就是以乙烯为单体聚合而成的,细胞中聚合而成的高分子大到已不再溶解于水,可是这些高分子对水还有一定的亲合性,因之在水中它们时常处在胀溶的胶粘状态。

一个普通小分子的有机物所含元素不过几个(H_2O)、几十个(糖),多到几百个(脂质),几个小分子的单体时常连接起

来成为齐聚体。象蔗糖那样由两个单糖结合而成的齐聚体，在植物界的分布极为广泛。植物体内的高分子则是数以万计的单体聚合而成的。

从表 1.1 上，可以看到植物细胞的固定结构是由两类的高分子所组成的。一类是淀粉与纤维素，它们都是由一种单体的葡萄糖聚合而成的高分子；另一类是蛋白质与核酸，它们是分别由几种不同的氨基酸与核苷酸聚合而成的。两者主要的区别在于：由一种单体 (a) 聚合而成的高分子，内部的组合单调如 $-a-a-a-a\cdots$ ；而由几种单体 (a、b、c $\cdots$) 聚合而成的高分子，在组合上可以变化多端；如 $a-b-c\cdots$ ， $b-c-a\cdots$ ，等等。

淀粉与纤维素虽说是含同一单体的单纯聚合物，可是由于它们之间，在单体的立体结构与连接的方式上有不同处，两者在物理性状上也有差异。淀粉的主链上不断有分支，从而转折成团；而纤维素却是迳直的长链，成束地并列在一起。淀粉中单体的结合比较容易形成和解散，它的聚合与水解几乎随时都在植物体内进行着。可是纤维素在植物体内一旦形成就难于分解，非常牢固。正因为这些差别，淀粉才是植物细胞内最常见的储备物，而细胞壁上的纤维素，细胞则赖以保护自身与维持形状。纤维素是地表上积累最多的有机物。

聚合成蛋白质的氨基酸，由于它的侧链的结构不同，共有约 20 种。聚合成核酸的核苷酸，由于它所含碱基的不同，共有 4 种。蛋白质中的单体很象我们汉语拼音字中的 26 个字母一样，靠着字母的不同组合 (如 abc, efg,) 和顺序上的安排 (如 abc, bac, cab) 可以写出数不尽的文字来，同样地，核酸虽然是由四个单体组成，它们可以比喻作我们由 7—8 个基本笔画写成的汉字。靠着不同的组合和安排，也可以表达无穷尽的意思。因此，每种生物，甚至每个个体都可以有它自己的特殊

蛋白质与核酸。特别值得注意的是,这些特殊结构的蛋白质与核酸在原生质的生命活动中,担负有特殊的生理功能。根据这个特点,我们可以反过来说,正是因为每个生物中的蛋白质与核酸在结构上多少有些差别,所以他们形态上、生理上的特性也都不一样。

近来生物科学的进展,愈来愈多地证实恩格斯的“生命是蛋白体的存在方式”这句名言的正确性。首先从化学成分来看,原生质的主要成分是复杂蛋白质,从下列白菜叶细胞原生质中干物质的分析可见一斑。

表 1.2 白菜叶细胞原生质的分析

成 分	%
蛋 白 质	63.1
脂 类	20.75
灰分 (K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , Fe^{++} 等)	6.45
其 他	9.70

蛋白质与核酸这一类高分子,它们的共同特点是含有氮(N),N是在生物体内非金属元素中绝无仅有地可以形成带正电荷的碱基。它赋予了生物体内含N有机物在生物化学上很大的活性。另外,核酸中的特殊成分磷酸(H_3PO_4),在原生质内经常可以在不同分子间转移,磷酸在生命活动中,物质与能量的转变上起着重要的媒介作用。

1.2.4 蛋白质的催化作用与酶促反应

原生质的主要组成部分,是复杂程度不同的各种蛋白质。它们分别地承担生命活动中的各种功能,例如细胞中的膜层是由蛋白质与脂质结合成的。蛋白质常与生理上特殊活跃的基团结合在一起,这些基团有的就含有微量的有色金属(如