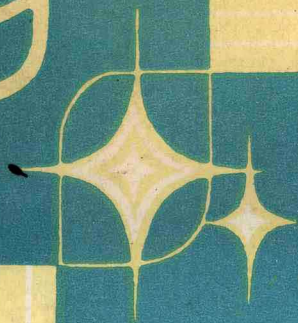




全国高等农业院校教材



# 玉米栽培生理

● 胡昌浩 主编

● 农学专业用

中国农业出版社

全国高等农业院校教材

# 玉米栽培生理

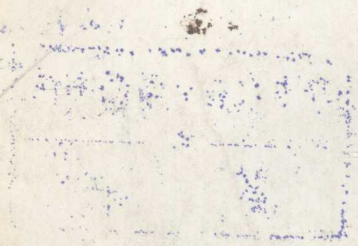
胡昌浩 主编

农学专业用

中国农业出版社

(京)新登字060号

513-01  
4763



08

全国高等农业院校教材

玉米栽培生理

胡昌浩 主编

\* \* \*

责任编辑 张兴瓚

中国农业出版社出版 (北京市朝阳区农展馆北路2号)

新华书店北京发行所发行 中国农业出版社印刷厂印刷

787×1092mm16开本 8.75印张 198千字

1995年5月第1版 1995年5月北京第1次印刷

印数 1—1,000册 定价 5.20元

ISBN 7-109-03234-5/S·2082

主 编 胡昌浩  
副主编 董树亭  
编著者 胡昌浩 (山东农业大学)  
董树亭 (山东农业大学)  
岳寿松 (山东农业大学)  
审 稿 胡玉琪 (河南农业大学)

## 编写说明

《玉米栽培生理》是全国高等农业院校教材指导委员会确定编写的《作物栽培生理》系列参考书的一个分册。它的任务是阐明玉米栽培中的生理问题,着重讨论玉米高产、稳产、优质、高效栽培的生理规律。它是对作物栽培学中玉米部分内容的深入和发展,也是对植物生理学中理论联系实际内容的补充。

玉米栽培生理包括内容很多,为了突出重点,节约篇幅,本书主要介绍四个方面内容:第一章,玉米光合作用与产量形成。重点讨论玉米单叶光合特性,群体光合作用系统,呼吸速率,干物质积累与分配,籽粒产量形成规律等。第二章,玉米矿质营养。重点讨论氮、磷、钾、锌、锰、铜、钼等元素的生理作用,在器官中的分配与转移,吸收规律,丰缺指标与施肥原则等。第三章,玉米水分生理。重点讨论水分的生理作用,吸水规律,旱、涝生理,丰缺指标与合理用水原则等。第四章,玉米生育生理。重点讨论根、茎、叶、穗、粒等器官的生理意义,生长发育规律,相互关系,对产量形成的作用等。

本书撰写过程中注意以下几点:第一,联系实际。从分析试验和生产资料入手,概括总结出理论与规律,提出指导生产意见,努力解决玉米高产、高效问题。第二,资料求新。本书使用资料,以近期为主,国内为主,作者本人资料为主,充分反应玉米栽培生理研究新成果。第三,体例新颖。改革传统写书面面俱到的模式,从实用出发,根据资料,把握与植物生理学和作物栽培学的衔接处,突出重点内容,加强专题论述,适当照顾系统性,力求少而精。

书稿完成后,曾请河南农业大学胡玉琪教授审阅,并提出宝贵的修改意见,对此深表谢意。本书引用了王群瑛教授和其他许多专家论文、著作中的资料和图表,并向他们表示感谢。

本书由董树亭撰写第一章,胡昌浩撰写第二、四章,岳寿松撰写第三章。胡昌浩做了全书的统稿工作。由于作者水平所限,书中不妥之处在所难免,敬请读者指正。

胡昌浩

1992年12月

## 前 言

作物栽培学涉及的因素比较复杂,概括起来大体包括三大方面,即作物、环境和措施。它是研究农作物生长发育规律及其与外界环境条件的关系,以及农作物高产、稳产、优质、低成本的理论和技术措施的一门科学。

为了便于高等农业院校本科农学专业学生比较深入地学习作物栽培学,根据1988年7月作物学科组全体成员会议通过,并经同年12月农业部全国高等农业院校教材指导委员会会议审核通过,确定编写“作物栽培生理系列参考书”,聘请余松烈(山东农业大学)为主编,钱维朴(南京农业大学)为副主编,并确定这套作物栽培生理系列书共十二册,包括小麦、水稻、玉米、薯类、棉花、大豆、花生、油菜、甘蔗、甜菜、麻类、烟草,聘请各书的主编及副主编名单如下:

小麦栽培生理:主编余松烈(山东农业大学),副主编钱维朴(南京农业大学)。

水稻栽培生理:主编莫家让(广西农业大学),副主编黄丕生(南京农业大学)、朱庆森(江苏农学院)。

玉米栽培生理:主编胡昌浩(山东农业大学)。

薯类栽培生理:主编李尧叔(四川农业大学)。

棉花栽培生理:主编陈布圣(华中农业大学)。

大豆栽培生理:主编董钻(沈阳农业大学)。

花生栽培生理:主编张高英(山东农业大学)。

油菜栽培生理:主编刘启鑫(西南农业大学),副主编官春云(湖南农学院)。

甘蔗栽培生理:主编苏广达(华南农业大学)。

甜菜栽培生理:主编曲文章(东北农学院)。

麻类栽培生理:主编黄完基(江西农业大学)。

烟草栽培生理:主编韩锦锋(河南农业大学)。

各种作物栽培生理的主要内容应该是讨论各作物的高产、稳产、优质、低消耗的生理基础,讨论各作物有关光合性能、群体结构、个体营养以及调节生长发育、培育壮苗、促进产品器官发达等方面的问题。但是由于每种作物都有其自身的生育规律,生产上对它们需要的部分也各不相同,而且对各种作物在栽培生理上的研究深度、广度也各异,因此本系列参考书对各书的内容和编辑上的要求是充分发挥各书的特点,不强调一致性。

本系列参考书除供高等农业院校本科农学专业师生参考外,也可供广大农业科技工作者参考。

本系列参考书的每本书虽然在编写上花了较大精力,力求精益求精,但缺点和错误之处在所难免,请广大读者指正。

余松烈 钱维朴

1991年1月

## 内 容 简 介

《玉米栽培生理》，是阐明玉米高产、稳产、优质、高效栽培中的生理规律。内容有四：第一，玉米光合作用与产量形成。重点讨论单叶和群体光合与呼吸特性，干物质积累与产量形成规律等。第二，玉米矿质营养。讨论营养元素的生理作用，吸收、分配规律，丰缺指标与施肥原则等。第三，玉米水分生理。介绍水的生理作用，吸收规律，旱、涝生理，合理用水原则等。第四，玉米生育生理。重点讨论各器官生理意义，生育规律，对产量形成作用等。本书特点是理论联系实际，注意解决玉米高产高效中的生理问题，资料求新，广泛采用国内外玉米栽培生理研究最新成果，体例新颖，重点突出，少而精。本书可作为高等农业院校农学专业教材，亦可供农业科技工作者使用。

# 目 录

## 前言

|                       |    |
|-----------------------|----|
| 第一章 玉米光合作用与产量形成       | 1  |
| 第一节 玉米单叶光合作用特性        | 1  |
| 一、叶片结构与光合             | 2  |
| 二、品种与光合               | 4  |
| 三、叶位与光合               | 5  |
| 四、叶龄与光合               | 6  |
| 五、叶片部位及“反馈”作用的影响      | 7  |
| 六、单叶光合速率的日变化          | 7  |
| 七、影响单叶光合作用的环境因素       | 8  |
| 第二节 玉米群体光合作用系统        | 10 |
| 一、群体光合速率的变化特点         | 11 |
| 二、影响玉米群体光合作用的植株冠层结构   | 12 |
| 三、影响玉米群体光合作用系统的环境因素   | 16 |
| 第三节 玉米光合产物的消耗         | 19 |
| 一、玉米不同器官的呼吸速率         | 19 |
| 二、玉米群体呼吸速率特点及与光合作用的关系 | 19 |
| 三、影响玉米呼吸作用的环境因素       | 22 |
| 第四节 玉米同化产物的积累与分配      | 22 |
| 一、玉米干物质积累动态           | 22 |
| 二、玉米各器官的干物质积累与转移      | 23 |
| 三、影响玉米干物质积累的主要栽培措施    | 26 |
| 四、玉米体内有机物质的运输与分配      | 27 |
| 第五节 玉米籽粒产量的形成         | 33 |
| 一、源、库、流在产量形成中的意义      | 33 |
| 二、群体库容量与产量            | 34 |
| 第二章 玉米的矿质营养           | 37 |
| 第一节 氮素营养              | 37 |
| 一、氮素生理作用              | 37 |
| 二、氮在器官中的分配状况          | 39 |
| 三、氮在各器官中的转移           | 42 |
| 四、氮的吸收数量与强度           | 44 |
| 五、氮肥施用指标与原则           | 46 |
| 第二节 磷素营养              | 49 |
| 一、磷素生理作用              | 49 |
| 二、磷在器官中的分配状况          | 51 |

|                           |     |
|---------------------------|-----|
| 三、磷在各器官中的转移               | 53  |
| 四、磷的吸收数量与强度               | 55  |
| 五、磷肥施用指标与原则               | 57  |
| 第三节 钾素营养                  | 58  |
| 一、钾素生理作用                  | 58  |
| 二、钾在器官中的分配状况              | 60  |
| 三、钾在各器官中的转移               | 62  |
| 四、钾的吸收数量与强度               | 63  |
| 五、钾肥施用指标与原则               | 66  |
| 第四节 微量元素营养                | 67  |
| 一、微量元素的生理作用               | 67  |
| 二、微量元素在器官中的分配状况           | 69  |
| 三、微量元素在各器官中的转移            | 73  |
| 四、微量元素的吸收数量与强度            | 75  |
| 五、微量元素施用指标与原则             | 77  |
| 第三章 玉米的水分生理               | 81  |
| 第一节 玉米对水分吸收与散失            | 81  |
| 一、水分的吸收                   | 81  |
| 二、水分在玉米体内的运输              | 82  |
| 三、玉米水分的散失——蒸腾作用           | 82  |
| 第二节 玉米需水规律                | 83  |
| 一、玉米耗水强度                  | 83  |
| 二、玉米阶段耗水量与模系数             | 84  |
| 三、玉米各生育阶段的棵间蒸发与植株蒸腾       | 85  |
| 四、玉米耗水量与耗水系数              | 85  |
| 第三节 水对玉米生长发育的影响及合理灌溉制度的确立 | 86  |
| 一、水对玉米生长发育的影响             | 86  |
| 二、确立适宜的灌溉制度               | 87  |
| 第四节 玉米水分逆境生理              | 88  |
| 一、玉米干旱生理                  | 88  |
| 二、玉米涝渍生理                  | 90  |
| 第五节 玉米水分指标                | 91  |
| 一、土壤指标                    | 91  |
| 二、植株形态指标                  | 91  |
| 三、生理指标                    | 92  |
| 第四章 玉米器官的生育生理             | 93  |
| 第一节 玉米根系生理                | 93  |
| 一、根系的生理功能                 | 93  |
| 二、根系与产量关系                 | 97  |
| 第二节 玉米茎秆生理                | 99  |
| 一、茎的生理特性                  | 99  |
| 二、茎秆与产量关系                 | 102 |
| 第三节 玉米叶子生理                | 105 |

|                         |     |
|-------------------------|-----|
| 一、叶子生理特性 .....          | 105 |
| 二、叶片与产量关系 .....         | 112 |
| 第四节 玉米穗子发育生理 .....      | 114 |
| 一、玉米穗分化与器官间的同伸关系 .....  | 114 |
| 二、玉米雌穗形成及花、粒发育规律 .....  | 116 |
| 三、单株穗数与穗部性状的关系 .....    | 119 |
| 第五节 玉米籽粒发育生理 .....      | 122 |
| 一、籽粒的发育过程 .....         | 122 |
| 二、籽粒的生长过程 .....         | 123 |
| 三、籽粒中营养物质的积累 .....      | 124 |
| 四、籽粒乳线消长与水分及粒重的关系 ..... | 125 |

## 第一章 玉米光合作用与产量形成

光合作用是玉米干物质积累和籽粒产量形成的物质基础。通过光合作用，玉米将二氧化碳和水同化为富含能量的有机物。在植株总干物质重量中，光合作用所形成的有机物约占95%，矿质元素仅占5%左右。因此，光合作用所形成的有机物多少，直接决定着玉米的生物产量（全部干物质重）高低，对于籽粒产量还取决于干物质转化为籽粒产量的能力，即经济系数。要提高经济产量，只有依靠光合作用，增加光合产物的积累，提高经济系数，正确协调产量形成过程与内外因素的关系，才能达到增产之目的。

玉米生产是田间条件下的群体生产。由个体所组成的群体，在新的条件下产生了质的特点，而不再是单纯的个体总和，由全部植株个体的单叶光合所构成的群体光合作用系统也不再是单叶光合的累加，形成了自己独特的群体光合作用规律，它较之单叶光合更为复杂，与干物质生产和经济产量的关系更为密切。只研究个体光合与产量的关系带有局限性和片面性，从玉米生产的实际出发，用辩证的、系统的观点，深入研究玉米单叶、群体光合作用规律，全面准确地分析各因素相互间的关系，对于提高玉米光合作用效率和产量具有重要意义。

### 第一节 玉米单叶光合作用特性

叶片是玉米群体光合作用系统中的主要器官，单叶光合能力强弱是决定群体光合作用的基础。玉米光合作用与产量关系的研究，最早就是开始于单叶。衡量单叶光合作用强弱的单位是光合速率（光合强度），以每平方分米叶面积每小时所同化的二氧化碳毫克数表示，即 $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ ，或国际上正在推广应用的单位制 $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$ ，即每平方米叶面积每秒钟所同化的二氧化碳微摩尔数。测定时直接得到的结果是光合与呼吸之差称为净光合（表观光合），真正的光合速率是净光合与呼吸之和，亦称总光合。通常所称的单叶光合速率主要指净光合。

一般认为，在叶面积和其它性状相同的情况下，单叶光合速率高的品种表现出较高的产量（秋山侃，1975；吴子恺，1983）。但与此相反的结论也屡见报道（W. D. Hanson, 1971；T. M. Crosbie, 1978）。为了进一步说明这一问题，L. M. Dwyer等（1989）研究了从1959到1988年连续30年在加拿大大面积推广的8个玉米杂交种的单叶光合速率与产量的关系后指出，虽然当代品种的产量提高是综合因素的结果，但至少部分地归功于单叶光合速率的改良。因为当代品种具有较高的光合速率，特别在高密度和非正常的低温条件下都比老品种具有明显的优势，指出增加光合速率改善品种特性以提高玉米产量的必要性。因此，深入研究单叶的内部结构、光合特性以及环境因素对单叶光合的影响，对提高群体光合效率、增加产量具有重要意义。

## 一、叶片结构与光合

(一) 叶片的结构特点 玉米是 $C_4$ 植物, 进行光合作用的主要器官——叶片, 其解剖结构与小麦、水稻等禾本科中的 $C_3$ 植物有明显不同, 表现在维管束鞘的发育程度、叶肉细胞的排列方式、叶绿体分布及光合途径等几个方面。

玉米的光合作用是由维管束鞘细胞和叶肉细胞共同进行的。它的同化组织以维管束为中心呈放射状排列。叶子的横断面有两层含叶绿素细胞的同心层包围着维管束(图1-1), 同心层的里面一层是维管束鞘细胞, 由含有叶绿体的薄壁细胞组成, 围绕着维管束的外面一层由含有叶绿体的叶肉细胞组成。维管束鞘细胞与叶肉细胞之间有胞间连丝相连, 为两种细胞间物质交流的通道, 二者一起进行光合作用。而小麦、水稻等 $C_3$ 植物的光合作用是在叶肉细胞中单独完成的, 它们的维管束鞘细胞较小, 不含叶绿体, 不能进行光合作用。

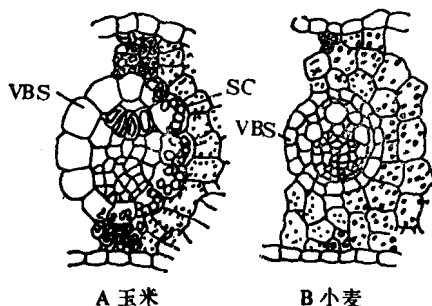


图1-1  $C_4$ 植物(玉米)与 $C_3$ 植物(小麦)叶片解剖结构的差异

VBS为维管束鞘, SC为维管束鞘叶绿体

存在于叶肉细胞和维管束鞘细胞中的叶绿体, 在电子显微镜下均呈扁平的椭圆形, 由被膜、片层和间质构成, 但内部结构不同。叶肉细胞中的叶绿体, 由许多片层堆叠成基粒称为基粒片层, 在间质中分布着一些层次少, 排列疏松的片层叫间质片层。而维管束鞘细胞的叶绿体, 仅具有间质片层, 不具有基粒结构。

玉米的叶绿体色素有两大类: 叶绿素和类胡萝卜素。叶绿素由叶绿素a和叶绿素b组成。叶绿素a ( $C_{55}H_{72}O_6N_4Mg$ ) 呈蓝绿色, 吸收430、660nm波长的光, 在光合作用中最重要, 具有光化学活性, 称为反应中心色素分子。叶绿素b ( $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ ) 呈黄绿色, 吸收高峰分别在光波长455nm左右和640nm左右。据Kanai. R等(1973)报道, 玉米叶肉细胞的叶绿素含量较高, 占全叶片总量的57.1%, 维管束鞘细胞所含的叶绿素较少, 占42.9%。玉米叶绿素a/b值较小麦、水稻等 $C_3$ 植物高, 为4.17, 而且随着叶片衰老逐渐降低, 但玉米维管束鞘叶绿体中, 叶绿素a/b值较叶肉细胞要高1倍左右(Pincelot, R.P., 1973)。类胡萝卜素由胡萝卜素和叶黄素组成。胡萝卜素 ( $C_{40}H_{56}$ ) 呈橙黄色, 叶黄素 ( $C_{40}H_{56}O_2$ ) 呈黄色, 二者的吸收高峰在光波长400—500nm。叶绿素a、叶绿素b、胡萝卜素和叶黄素都能吸收光能, 其中的叶绿素a最为重要, 另外三种色素吸收的光能要传给叶绿素a才能起光化学反应。

玉米叶肉细胞与维管束鞘细胞中的酶系统有差别。叶肉细胞含有大量磷酸丙酮酸双激酶和磷酸烯醇式丙酮酸 (PEP) 羧化酶, 少量的1,5-二磷酸核酮糖 (RuDP) 羧化酶和乙醇酸羧化酶, 维管束鞘细胞则正相反, 说明同时存在两种碳同化途径。

### (二) 叶片的光合作用特点

1. 具有 $C_4$ 光合途径 根据现代研究, 光合作用大致分为三个步骤: 光能的吸收与传递; 光能转变为电能和化学能; 二氧化碳的固定与还原。不同作物对二氧化碳固定的方式

有所不同,多数植物吸收 $\text{CO}_2$ ,以1,5-二磷酸核酮糖为 $\text{CO}_2$ 受体,生成3-磷酸甘油酸(PGA),3-磷酸甘油酸是一个三碳化合物,称这一途径为 $\text{C}_3$ 途径(即卡尔文循环),按这一途径进行光合作用的植物为 $\text{C}_3$ 植物,如小麦、水稻等。玉米的 $\text{CO}_2$ 受体不是1,5-二磷酸核酮糖,而是磷酸烯醇式丙酮酸,它在叶肉细胞中和二氧化碳作用生成草酰乙酸,然后转运到维管束鞘细胞中脱羧放出 $\text{CO}_2$ ,与1,5-二磷酸核酮糖结合,形成3-磷酸甘油酸,进入 $\text{C}_3$ 循环。因为第一步形成草酰乙酸含有4个碳原子,所以称该途径为 $\text{C}_4$ 途径,按这途径进行光合作用的植物称为 $\text{C}_4$ 植物,玉米具有 $\text{C}_4$ 途径,所以常被称为 $\text{C}_4$ 植物。具有 $\text{C}_4$ 途径的植物一般表现为光合速率高,光呼吸低。

2. 光合速率高 玉米光合作用最突出的特点是净光合速率高,一般为 $30-60\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{hr}^{-1}$ ,适宜条件下可达 $80\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{hr}^{-1}$ ,而小麦、水稻等 $\text{C}_3$ 植物一般为 $12-30\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{hr}^{-1}$ 。这与玉米叶片的结构和光合途径有关。玉米叶肉细胞和维管束鞘细胞都含叶绿体,光合作用是由两种叶绿体完成的,光合效率较高。另外,玉米的碳同化途径是两条碳同化途径结合完成的,主要存在于叶肉细胞中的PEP羧化酶活性显著高于RuDP羧化酶,对 $\text{CO}_2$ 的亲合能力大,捕捉 $\text{CO}_2$ 的能力强,有利于将 $\text{CO}_2$ 集中到鞘细胞中去。 $\text{C}_4$ 途径实际上起了一个 $\text{CO}_2$ “泵”的作用,帮助增加了维管束鞘周围的 $\text{CO}_2$ 浓度,使 $\text{C}_3$ 途径能够顺利进行。

3. 光呼吸低 玉米光合作用的另一重要特征是光呼吸低,正常情况下难以测出,而小麦等 $\text{C}_3$ 植物的光呼吸则约占光合同化量的三分之一。

光呼吸是发生在过氧化物体中的乙醇酸氧化,是与光合作用紧密联系,在光下发生,吸收 $\text{CO}_2$ 和释放 $\text{CO}_2$ 的过程。它把叶绿体在光合过程中形成的乙醇酸氧化分解为 $\text{CO}_2$ 重新放出,使光合作用刚刚同化的一部分光合产物重又消耗掉。 $\text{C}_3$ 植物叶肉细胞中含有较多的过氧化物体,存在的羧化酶主要是1,5-二磷酸核酮糖羧化酶。这种酶具有双重催化活性,在 $\text{CO}_2$ 浓度较高时,催化RuDP与 $\text{CO}_2$ 结合,发生羧化作用,产生两分子3-磷酸甘油酸;在二氧化碳浓度低,氧浓度高的情况下,催化RuDP与氧结合,发生加氧作用,生成一分子3-磷酸甘油酸和一分子磷酸乙醇酸。磷酸乙醇酸在叶绿体中形成后转移到过氧化物体,在乙醇酸氧化酶的作用下,被氧化为乙醛酸和过氧化氢。过氧化氢分解放氧,乙醛酸转移到线粒体,在转氨酶的作用下,从谷氨酸得到氨基,形成甘氨酸;甘氨酸进一步氧化转变为丝氨酸并放出二氧化碳。 $\text{C}_3$ 植物由于仅在排列松散的叶肉细胞中进行光合作用,常处于氧气较充足的条件下,其羧化酶主要是RuDP羧化酶,乙醇酸氧化酶活性又较强,所以光呼吸较强。而 $\text{C}_4$ 植物的叶肉细胞中主要含PEP羧化酶,所以基本上不进行光呼吸。维管束鞘细胞虽然含有较多的RuDP羧化酶和乙醇酸氧化酶,但由于其外的叶肉细胞排列紧密,叶肉细胞内的PEP羧化酶对二氧化碳亲和能力较强,使较多的 $\text{CO}_2$ 集中于鞘细胞周围,促进了RuDP羧化酶活性,降低了加氧酶活性,形成的乙醇酸数量很少,光呼吸较弱。另外,即使鞘细胞进行光呼吸释放出 $\text{CO}_2$ ,也很快被叶肉细胞中的PEP再次吸收利用,不易散出。

4. 光补偿点低,光饱和点高 在适宜的温度和自然 $\text{CO}_2$ 浓度条件下,玉米的光合作用受光照强度的极大影响,在一定光照强度范围内,随着光照强度增大,光合速率增加。当光照强度增加到一定程度,光合速率不再增加,此时的光照强度称为光饱和点。在光饱和点以下,随着光照强度的减弱,光合速率下降,当光强降低到一定程度时,光合吸收的

CO<sub>2</sub>量等于呼吸放出的CO<sub>2</sub>量，此时的光照强度称为光补偿点。光补偿点和光饱和点分别代表光合对光强要求的低限和高限，表示玉米光合对弱光和强光的利用能力。与C<sub>3</sub>植物中的小麦、水稻相比，玉米的光强—光合作用曲线有三个突出的特点：一是光补偿点低，仅为500—1000lx，二是光饱和点高，在适宜条件下的壮龄叶片，即使100000lx光也未见光饱和现象。而小麦、水稻等作物在光照强度为50000lx左右时即达到光饱和点。三是对光照强度反应敏感，光强—光合作用曲线上升快，对弱光利用比较经济（图1—2）。正是由于以上光合特性，故玉米生长迅速，干物质积累速度快，高产稳产。

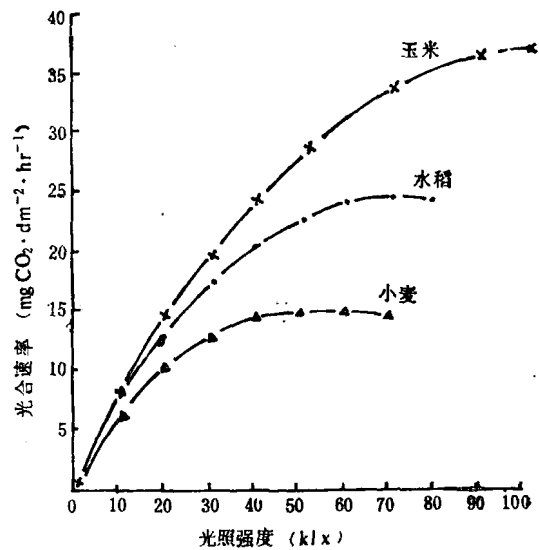


图 1—2 玉米光合速率与光照强度之间的关系  
(董树亭, 1987)

## 二、品种与光合

Duncan, W. G. 等 (1968) 曾指出，玉米常规品种和杂交种的净光合速率存在着明显差异，最高者与最低者相差 50% 左右。Dwyer, L. M. (1989) 发现这种差异也存在于杂交种之间（表1—1），表现为当代品种单叶光合速率较高，在高密度条件下，光合速率下降幅度小。Heichel, G. H (1969) 等曾指出，杂交种与自交系内以及杂交种与自交系之间光合速率的这种差异，在不同条件下是稳定的。也就是说，玉米单叶片的光合速率属于遗传性状。

关于玉米品种间单叶光合速率差异的原因，门马荣秀等 (1979) 在研究了自交系、杂

表 1—1 玉米品种的光合速率(P2000, mgCO<sub>2</sub>·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)

(根据Dwyer, L. M. 等, 1989)

| 杂交种号 | 种植密度<br>(千株/ha) | 光合速率  |               | 种植年度      |
|------|-----------------|-------|---------------|-----------|
|      |                 | 8月12日 | 8月13、14日 (平均) |           |
| 1    | 20              | 1.54  | 2.36          | 1959—1970 |
| 2    | 20              | 1.58  | 2.38          | 1961—1970 |
| 3    | 20              | 1.64  | 2.35          | 1962—1967 |
| 4    | 20              | 1.69  | 2.25          | 1971—1981 |
| 5    | 20              | 1.96  | 2.58          | 1973—1986 |
| 6    | 20              | 2.18  | 2.65          | 1976—1985 |
| 7    | 20              | 1.79  | 2.20          | 1983—     |
| 8    | 20              | 1.88  | 2.37          | 1988—     |
| 3    | 80              | —     | 2.16          | 1962—1967 |
| 8    | 80              | —     | 2.56          | 1988—     |
| 3    | 130             | 1.45  | 1.91          | 1962—1967 |
| 8    | 130             | 1.90  | 2.34          | 1988—     |

注：P2000指光强在2000μEm<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>的光合速率。

交种和常规品种后指出，单位叶面积的叶绿素含量和含氮量是造成单叶光合速率差异的原因之一。在他们的试验中，凡单位叶面积含氮量和叶绿素含量高的自交系、杂交种和常规品种，其光合速率都高。可见，叶绿素含量和含氮量是高光效育种的重要指标。一般认为，窄而短小的厚叶片比宽大下披的薄叶片，单位叶面积干重（比叶重）、叶绿素、含氮量和光合酶含量高，光合能力强，也有利于密植和CO<sub>2</sub>的株间扩散。

### 三、叶位与光合

植株光合作用所产生的全部干物质是不同叶位叶片共同作用的结果，但就其发挥的作用来说，各叶位间是有很大区别的。从单位叶面积的光合速率来看，在同一光强下，同一单株以中部叶（果穗叶）为最高，上部叶次之，下部叶最低（图1—3），在高、中、低三种光照条件下均表现相同趋势（图1—4）。

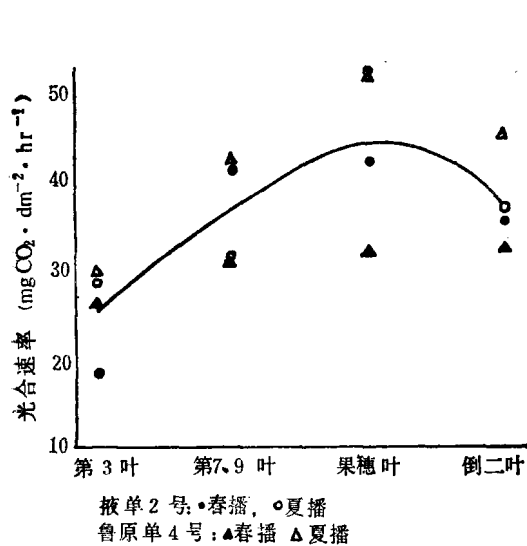


图 1—3 玉米不同叶位叶片的光合速率

掖单2号：●春播 ○夏播  
鲁原单4号：▲春播 △夏播  
(胡昌浩、王群瑛，1989)

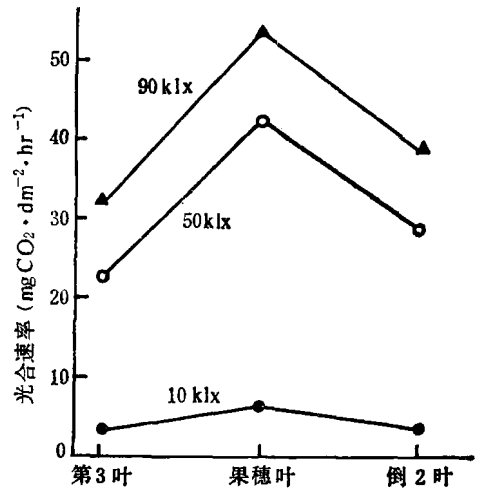


图 1—4 玉米不同叶位叶片的光合速率

(王群瑛、胡昌浩，1988)

同一单株不同叶位间光合速率的差异，与其内在结构有关。研究表明（王群瑛、胡昌浩，1984、1988），中部果穗叶较其它叶位叶片的气孔器密度大、叶肉中多环细胞比例高、叶绿素含量多、叶绿体超微结构复杂。因而光合速率高。

据用电子显微镜观察玉米不同叶位叶片叶绿体超微结构，由低片层（10个片层以下）组成的基粒垛所占比例，基部第3叶最高（63.6%），随着叶位上升比例逐渐减少，中部果穗叶最少（17.5%），倒2叶次之（43.8%）；若从多片层（20个片层以上）组成的基粒垛所占比例看，与上正相反，基部第3叶最少（12.1%），果穗叶最多（53.3%），倒2叶次之（21.4%）（图1—5）。果穗叶叶绿体基粒片层多，多片层基粒垛比例大，就意味着捕获光能强，光合效率高。再从叶绿体的基质片层和基质浓度看，第3叶少而稀疏，基质区电子透明度大，核糖体少，表明结构简单，而果穗叶基质片层最多，基质最浓，核糖体多，基质区的电子透明度小，表明结构复杂，倒2叶介于二者之间。实验证明（郑国锷，1980），

随着叶绿体中核糖核蛋白体的增加，光合作用效率也相应增加。用相关分析表明，玉米叶绿体超微结构——基粒片层数与叶绿素含量呈极显著正相关 ( $r = 0.9999^{**}$ )，与光合速率呈显著正相关 ( $r = 0.9994^{*}$ ) (图1—6)。

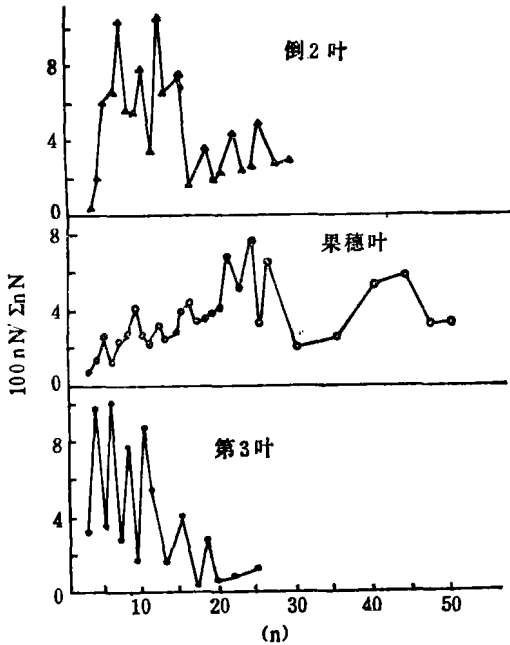


图 1—5 玉米不同叶位叶片叶绿体基粒片层统计分布图  
n. 基粒片层数 N. 基粒垛数  
(王群瑛、胡昌浩, 1988)

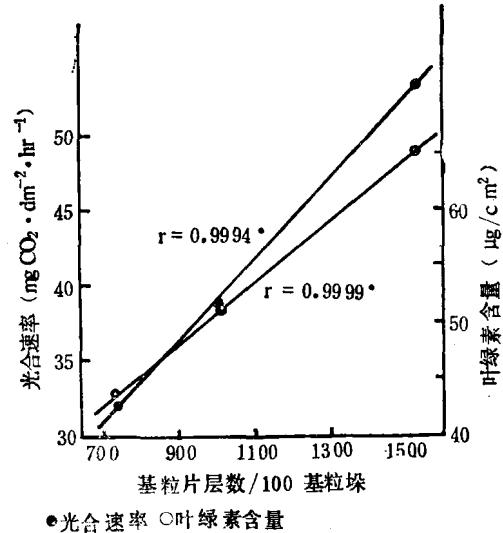


图 1—6 玉米不同叶位叶片叶绿体基粒片层数与光合速率和叶绿素含量相关关系  
● 光合速率 ○ 叶绿素含量  
(王群瑛、胡昌浩, 1988)

四、叶龄与光合

玉米叶片的光合速率还受叶龄影响。据山东农业大学研究 (表1—2、图 1—7)，初生叶片叶绿体结构还不完善，叶绿素含量低，光合酶活性弱，光合速率不高。随着叶片的生长发育，叶绿体结构高度分化形成，酶活性增强，光合速率逐渐提高，至叶片充分展开时达最大值，并维持较长一段时间；而后，随着叶片的衰老，叶绿体逐渐解体，酶活性降低，气孔和叶肉细胞阻力增强，光合能力逐渐减弱。不同叶龄叶片的光合速率持续时间与叶位有关，果穗叶的光合速率下降速度慢，持续时间长；基部叶片光合速率下降早，持续时间短；上部叶片则在展开后的一段时间 (灌浆—乳熟) 达最大值，而后急剧下降。

表 1—2 玉米不同叶位叶片叶绿素的含量(a + b) (μg/cm²)  
(王群瑛、胡昌浩, 1988)

| 叶 位   | 叶 片 展 开 后 的 天 数 |       |       |       |       |       |       | 平 均   |
|-------|-----------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|       | 0               | 5     | 10    | 15    | 20    | 30    | 35    |       |
| 第 3 叶 | 44.41           | 41.74 | 37.82 |       |       |       |       | 41.32 |
| 果穗叶   | 65.45           | 68.42 | 77.84 | 71.10 | 71.43 |       | 70.09 | 70.72 |
| 倒 2 叶 | 51.60           |       | 59.05 |       |       | 59.00 |       | 56.55 |

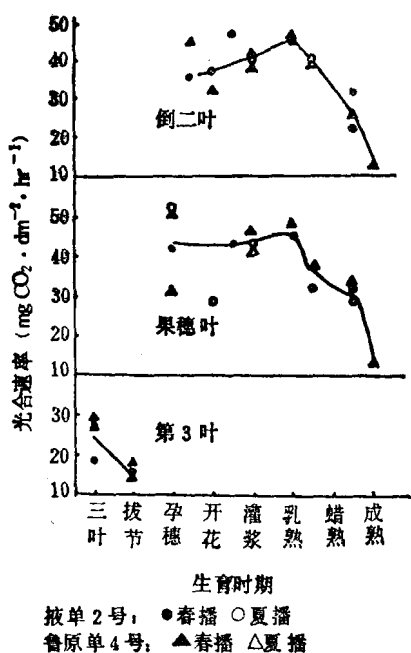


图1—7 玉米不同叶位叶片叶龄大小与光合速率

掖单2号：●春播 ○夏播  
鲁原单4号：▲春播 △夏播  
(胡昌浩、王群英，1989)

## 五、叶片部位及“反馈”作用的影响

同一叶片不同部位的光合速率，是上部高于下部（王万里等，1988）；孕穗期功能叶的蒸腾速率，照光后糖分的积累速度，PEPC酶活力和含氮量都是叶上部>下部；气孔导性是叶片上部>中部>下部，而叶片含水量，叶水势，渗透势和压力势则是叶片下部>中部>上部。叶片上部的蒸腾速率较下部大，是促成玉米叶片气孔导性由叶片上部向基部减小的主要原因之一，可认为是叶片各部位所受到的光照强度不同所致。通常叶片上部所受光照强，气孔导性大，所以其光合速率也比叶片下部的大。但佐藤等（1975）报道，玉米叶片基部光合速率最高，顶部最低，中部居二者之间，幼嫩叶则反之。造成差异的原因，有待进一步研究。

同一叶片的光合速率，还受“源”与“库”的“反馈”作用和源本身的“补偿”作用影响。在灌浆期间去掉果穗（库），造成茎秆和叶片中光合产物大量积累，含糖量

增加，严重时叶脉变成紫红色，此时的叶片光合速率明显下降，这是库对源的“反馈”作用。如果在灌浆期间将植株大部分叶片剪掉，则余留叶片的光合速率明显增加，这是源本身的“补偿”作用。“反馈”和“补偿”作用一起调节着玉米叶片的光合速率。

## 六、单叶光合速率的日变化

玉米单叶光合速率的日变化，随一天内的光强而变化（图1—8）。晴天中午前后光合速率达最大值，早晨和黄昏较低，呈单峰型曲线；阴天则呈不规则的变化曲线。一天中，上午和下午的光合速率变化并不是对称的，相同光强下，上午的光合速率要比下午的高。James, A. B. (1990) 研究指出，同样在强光 ( $1800\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 适温 ( $30^{\circ}\text{C}$ ) 条件下，上午测定单叶光合速率为  $48.4\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，下午测定值为  $40.5\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ；在  $50\text{—}200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  的低光条件下，同样表现为上午光合速率高于下午。James, A. B. 把此现象称为玉米光合作用的下

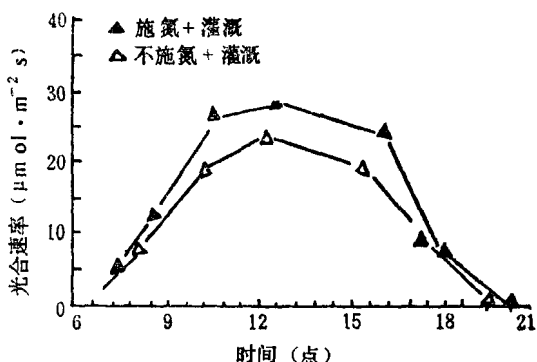


图1—8 玉米光合速率日变化

(D. W. Wolfe, 1988)