

潘瑞炽 主编



水稻生理

科学出版社

水 稻 生 理

潘瑞炽 主编

内 容 简 介

本书是作者多年来在学习、调查和总结高产社、队先进经验的基础上,结合本单位历年来的科学实验结果与国内的科研成果,并参考国外有关资料而编写的。

本书共分八章,即:水稻的光能利用;水稻的水分生理生态;水稻的矿质营养;水稻的呼吸作用;育秧生理;水稻营养生长的生理;水稻生殖生长的生理和植物激素在水稻生产上的应用。第一至第四章主要讨论水稻的基本代谢过程,第五至第七章主要叙述水稻从种子萌发到种子成熟的生长发育过程。由于植物激素影响到水稻各个方面,故另立一章,放在最后。

本书可供农业技术干部、农业和大专院校生物系师生以及知识青年等参考。

水 稻 生 理

潘瑞炽 主编

*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

石家庄地区印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1979 年 11 月 第 一 版 开本: 787×1092 1/32

1979 年 11 月 第一次印刷 印张: 15 1/8

印数: 0001—10,100 字数: 347,000

统一书号: 13031·1106

本社书号: 1556·13—10

定价: 1.55 元

前 言

农业是我国国民经济的基础，粮食是基础的基础。水稻是我国主要粮食作物，它的播种面积和产量在各种作物中都占首位。因此，发展水稻生产，增加稻谷产量，对改善人民生活，促进国民经济发展，都具有十分重要的意义。

水稻生理是叙述水稻生命活动的基本规律。水稻在一生中，不断地按照它的本性的要求，把外界的物质改造成自身的物质(同化过程)；同时，又不断地把体内的物质进行分解(异化过程)。水稻生理的形成与发展是由水稻生产所决定的，成为水稻生产的基础理论之一。我国水稻栽培已有四千多年的历史，积累了丰富的经验。解放后，在党中央和毛主席的领导下，水稻生产有很大的发展。

本书是在多年来学习、调查和总结贫下中农，尤其是高产社、队先进经验的基础上，结合本单位历年来的科学实验结果与国内的科学研究成果，并参考国外一些有用的科学实验资料而编写的。内容共分八章，即：水稻的光能利用、水稻的水分生理生态、水稻的矿质营养、水稻的呼吸作用、育秧生理、水稻营养生长的生理、水稻生殖生长的生理和植物激素在水稻生产上的应用。第一至第四章主要讨论水稻的基本代谢过程，当然也联系生产上的问题；第五至第七章主要全面地、整体地叙述水稻从种子萌发到种子成熟的生长发育过程，其中有一些重大生产问题还深入分析其内部生理生化过程；由于植物激素影响到水稻的各个方面，而且又是实现农业化学化的重要手段之一，所以另立一章，放在最后。

使用本书时有三个问题要强调指出的：第一，本书分章编排只是有利于叙述问题，绝不能误认水稻的各种生理活动是孤立的、分割的，因为自然界一切事物（当然包括水稻生活）的运动和发展，是具有一定的连续性和联系性的，分析问题时要全面考虑、辩证地看问题，方能解决问题。第二，本书只谈水稻生命活动的基本规律，应用到生产实践时要考虑到环境条件和品种特性，即看天、看地、看品种、看禾苗。结合实际，灵活运用。第三，本书只叙述与水稻有关的生理问题，至于一般生理知识，请参阅相应的书籍。

本书编写工作是在华南师范学院生物系党组织直接关怀下进行的。温兆清同志编写了第六章，做了大量的具体工作；罗敬鹏和刘福兴两同志亦参加过一些工作，谨表衷心感谢。在编写过程中，我们曾多次到各单位及农村调查研究，广泛听取各方面的意见。初稿完成后，又得到全国各地，特别是南方水稻产区重点单位和个人的热情支持，参加审稿会，对本书提出了许多宝贵意见，在此谨致谢意。

关于水稻生产的经验和科学研究的成果，向来都是极为丰富的，特别在解放以后，我国水稻生产迅速发展，栽培经验不断丰富，科学实验硕果累累。但是，我们编写时间仓促，本书对我国水稻生理进展的反映可能挂一漏万；我们水平有限，错误之处亦在所难免，诚恳希望同志们多提宝贵意见，以便补充和改正。

一九七七年十二月

目 录

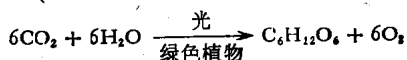
前 言	iii
第一章 水稻的光能利用	1
第一节 水稻的叶色	2
第二节 光合作用的过程	12
第三节 影响水稻光合作用的外界条件和内部因素	19
第四节 提高水稻群体的光能利用率	35
第二章 水稻的水分生理生态	58
第一节 水稻对水分的吸收	59
第二节 水稻的蒸腾作用	64
第三节 水稻合理排灌的生理基础	70
第三章 水稻的矿质营养	86
第一节 水稻必需的矿质元素的生理作用	87
第二节 水稻对矿质元素的吸收与转运	122
第三节 水稻合理施肥的生理基础	145
第四章 水稻的呼吸作用	183
第一节 呼吸作用是水稻代谢中心	183
第二节 水稻呼吸作用的过程	185
第三节 水稻呼吸强度的变化	196
第四节 氧气从茎叶向根系的运输	205
第五章 育秧生理	212
第一节 种子萌发的条件	212
第二节 稻种萌发的生理	226
第三节 培育壮秧的生理基础	244
第四节 烂秧生理	250
第六章 水稻营养生长的生理	269

第一节	根的生长及其生理特点	269
第二节	叶的生长及其生理特点	289
第三节	分蘖的生长及其生理特点	305
第四节	茎的生长及其生理特点	311
第七章	水稻生殖生长的生理	319
第一节	水稻的光、温反应	319
第二节	稻穗的发育	334
第三节	开花、授粉和受精的生理	360
第四节	结实生理	379
第八章	植物激素在水稻生产上的应用	433
第一节	植物激素应用于水稻的作用和效果	434
第二节	稻田除草剂的作用和效果	456
参考文献	469

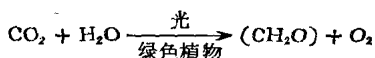
第一章 水稻的光能利用

恩格斯说过：“我们的地球本身只是由于有太阳热才得以生存下去，”可见光是地球上生物的一个很重要的生态条件。从生理观点来看，要使水稻高产，必须具备两个必要条件：首先必须有较大的光合器官(叶片)，其次必须有较多的光合产物。二者之中，光合产物是最根本的，因为在正常生产条件下，光合器官的多少与大小，主要取决于光合产物是否充足。所以，光合作用是水稻高产的最根本的生理基础。毛主席教导我们：“植物和动物的单纯的增长，数量的发展，主要地也是由于内部矛盾所引起的。”水稻的生长发育过程中存在着许多对矛盾。譬如，水稻与环境的矛盾，群体与个体的矛盾，营养器官与生殖器官的矛盾，有机养料供应与需要的矛盾，等等。其中以有机养料供求矛盾为主要矛盾，其他矛盾无一不与这个主要矛盾密切相关。而光合作用正是有机养料的根本来源。所以要使水稻高产，抓住这个主要矛盾，一切问题就迎刃而解了。

水稻植株干物质重量有10—15%是来自土壤肥料，85—90%是来自光合作用。光合作用是绿色植物吸收阳光的能量，同化二氧化碳和水，制造有机物质并释放氧的过程。光合作用所产生的有机物质主要是碳水化合物。光合作用的过程可用下列方程式来表示：



或简单写作：



水稻在光合作用过程中,一方面形成许多有机化合物,一方面把太阳光能转变为化学能,贮藏在有机化合物中,所以光合作用是有机营养的根本途径,光能利用就成为水稻生产的核心。从理论上讲,水稻产量的高低,在很大程度上决定于水稻植株对太阳光能的利用情况。换句话说,各种耕作制度和栽培措施,无一不是为了直接地或间接地提高水稻对光能的利用。因此,研究水稻的光能利用情况,对制定水稻丰产技术是有重要意义的。

第一节 水稻的叶色

水稻叶子是进行光合作用的主要器官。叶子之所以能够营光合作用,其主要原因之一是具备叶绿素及其它色素,这些色素能吸收太阳光能并且传递下去。稻叶的颜色也是这些色素的综合反应。所以在讨论光能利用之前,有必要先弄清楚稻叶色素的种类、变化和形成条件。

一、稻叶的叶绿体和色素

当水稻叶片幼嫩而还未伸出叶鞘时,叶片中的叶绿体细小,叶绿素含量也很低。随着叶片的伸出成长,前质体不断分裂,叶绿体数目就增多,与此同时,叶绿体的体积也加大,叶绿素含量就剧增(表 1-1)。水稻叶绿体呈扁平椭圆形,在高倍显微镜下(在电子显微镜更清晰),可以看到叶绿体中有极细小的颗粒,称为基粒,其他均匀的基础物质则称为基质。水稻叶绿体内有许多微细的片层结构(图 1-1)。每两层片层折叠为压扁的包裹,叫类囊体。基粒是由许多小的类囊体相互重



图 1-1 电子显微镜下的水稻叶绿体纵切面(前田)

表1-1 稻叶叶绿体数目、大小和叶绿素含量的变化

叶的类别	1克鲜叶 的叶绿体 数(10亿)	叶绿体直径(微米)		叶绿素含量 (10^{-6} 微克)	基粒数目 (一个叶绿体)
		长轴	短轴		
嫩叶	2.2 ± 0.4	4.3 ± 1.2	2.3 ± 0.6	0.47 ± 0.07	7.5 ± 5.2
成长叶	2.2 ± 0.3	6.3 ± 0.8	3.5 ± 0.4	2.5 ± 0.30	43.1 ± 5.3
缺氮叶	2.3 ± 0.2	4.8 ± 0.7	2.5 ± 0.7	0.94 ± 0.06	23.7 ± 7.5
黄叶品种	3.4 ± 0.1	5.0 ± 1.0	3.3 ± 0.5	0.24 ± 0.01	24.5 ± 5.8

叠,比较紧密,从上向下看,便呈颗粒体,这些片层叫基粒片层。在基质中也分布有较大的类囊体,层次少,排列疏松,这些片层称为基质片层。片层结构主要是由蛋白质和类脂组成的,叶片中各种色素分子和酶是有规律地排列在片层结构上。在基质中也含有酶,主要是暗反应的酶。所以,光合作用的光化反应只局限在有色素的片层结构上进行,而光合作用的暗反应或其他过程主要或全部在基质中进行。我国各地进行水稻花药培养,往往产生白化苗,其直接原因是前质体中缺乏核糖体而无法合成蛋白质,不能形成基粒片层及基质片层,叶绿体就不能正常发育,所以缺乏叶绿素。

稻叶叶绿体的色素主要有两类:一类是叶绿素,呈绿色;一类是类胡萝卜素,呈黄色。叶绿素有两种,即叶绿素 a (组成成分是 $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$,蓝绿色)和叶绿素 b ($C_{55}H_{70}O_6-N_4Mg$,黄绿色)。类胡萝卜素也包括两种色素,即胡萝卜素($C_{40}H_{56}$,橙黄色)和叶黄素($C_{40}H_{56}O_2$,淡黄色)。这四种色素都能吸收光能,其中以叶绿素 a 在光合作用中最重要,因为其他三种色素吸收的光能,要传给叶绿素 a 才能起作用。

二、水稻叶色的变化

(一) 水稻个体的叶色变化

前面说过,水稻叶绿体中的不同色素具有不同的颜色。水稻叶色的变化,就是稻叶各种色素不断新陈代谢的综合表现。其中主要是绿色的叶绿素和黄色的类胡萝卜素两大类色素之间的比例。一般来说,正常叶子的叶绿素和类胡萝卜素的比比例约为三比一,叶绿素 *a* 和叶绿素 *b* 也约为三比一,叶黄素和胡萝卜素约为二比一。由于绿色的叶绿素比黄色的类胡萝卜素多,所以正常叶子总是呈现绿色。条件不正常时,叶绿素容易被破坏或不易形成,数量减少,而类胡萝卜素比较稳定,所以叶片呈黄色。稻叶颜色深浅主要由叶绿素含量决定。

每张水稻叶片随着伸长、功能盛期到衰老的进程,叶色都经历由淡转深再转淡的过程。从图 1-2 可以看到,在每张稻叶的一生中,叶绿素含量是呈单峰曲线的。

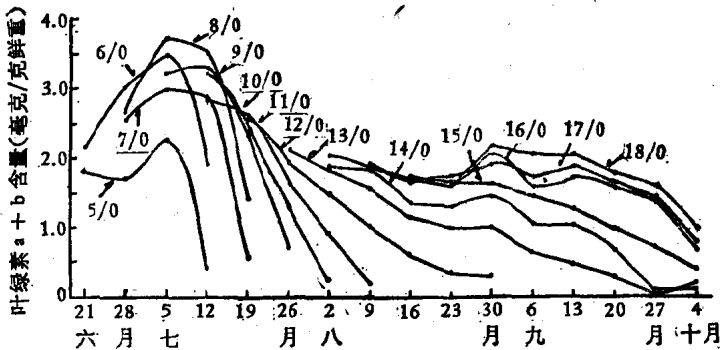


图 1-2 稻株不同叶位叶片叶绿素 *a* + *b* 含量的变化(延圭复等)

在本田各生育期中,根据不同叶位叶片的叶绿素含量动态变化,稻叶可分为两组:一组是在营养生长期长出来的叶

片,即第5—11叶,生存时间短,叶绿素含量高(1.0毫克/克鲜重),但下降得很快;另一组是在生殖生长期长出来的叶片,即第12—18叶,生存时间比第一组长一倍左右,叶绿素含量较低(0.4毫克/克鲜重),但叶绿素含量降低的速度较慢。然而第16叶以后的叶片,在抽穗后叶绿素含量稍为上升一些。

不同叶位稻叶的叶绿素 *a* 含量的动态变化趋向与叶绿素含量相同,但是叶绿素 *b* 含量在抽穗后就立即显著下降(图1-3)。至于叶绿素 *a/b* 比率,在整个生育期来看,一般是3

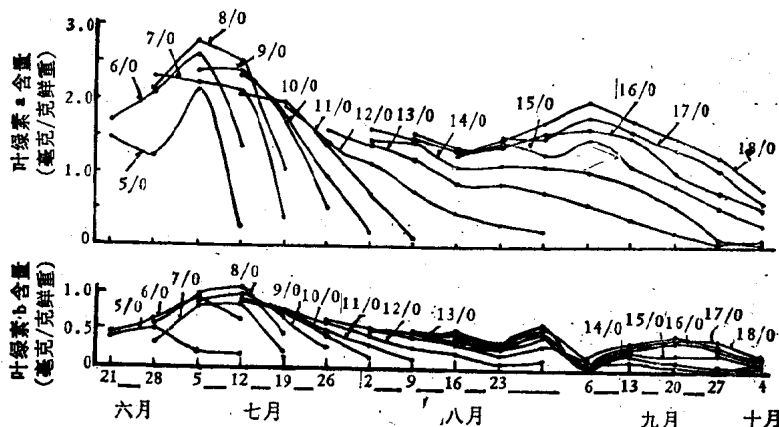


图1-3 稻株不同叶位叶片叶绿素 *a* 和 *b* 含量的变化(延圭复等)

左右。可是,抽穗期和减数分裂期叶绿素 *a/b* 比率较高,特别是抽穗期最高,这是因为叶绿素 *a* 在该时含量较高,而叶绿素 *b* 含量显著下降,所以比率突然上升。以每张叶片来说,叶片生育初期 *a/b* 比率较高,随着叶片生育进程,比率就下降。

在稻株不同生育期中,全株叶绿素含量也随稻株生长而增加,到达衰老时而下降。从表1-2和图1-4可知,在正常情况下,插植返青后叶绿素含量逐渐增加,分蘖盛期最高,以后

表 1-2 稻株不同生育期叶绿素含量的变化
(银坊品种)(崔激等, 1955年)

生育期	幼苗期	分蘖前期	分蘖盛期	拔节期	孕穗期	抽穗开花期	乳熟期	蜡熟期
叶绿素含量, (毫克/克干重)	6.2	7.8	11.0	6.7	—	8.5	8.1	7.3

就减少,孕穗期再次增加,抽穗开花后就逐渐减少。

此外,粳稻叶绿素含量多于籼稻;高纬地带的品种比低纬地带的品种的叶绿素含量高,早熟品种含量多于晚熟品种。

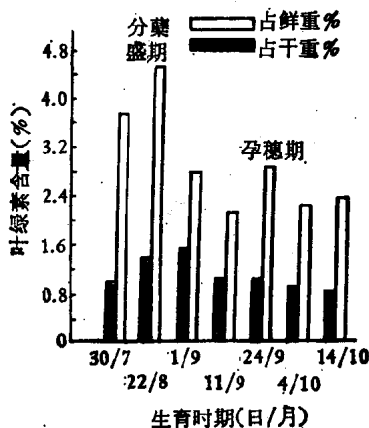


图 1-4 水稻不同生育时期叶绿素含量的变化

(二) 水稻群体的叶色变化

水稻群体叶色变化是与植株个体发育过程中各叶片的生长特点有关。通常植株上同时着生着 5—6 张叶片,这些叶片分别处于不同年龄:下部叶片通常是衰老的,色淡;中部是功能盛期的叶片,色深;上部是伸长期的叶片,叶色也淡。在大

田立体状态下,水稻群体叶色不决定于某一叶片的颜色,而是决定于上部三片叶色的动态组合状况。在这些叶片中,当功能盛期叶片数较多时,群体就显黑;如以衰老叶及伸长叶为主时,全田呈现相对的落黄。崔继林等研究指出,老来青各叶片的叶色变化与群体叶色变化有密切关系。从图 1-5 可以看出,

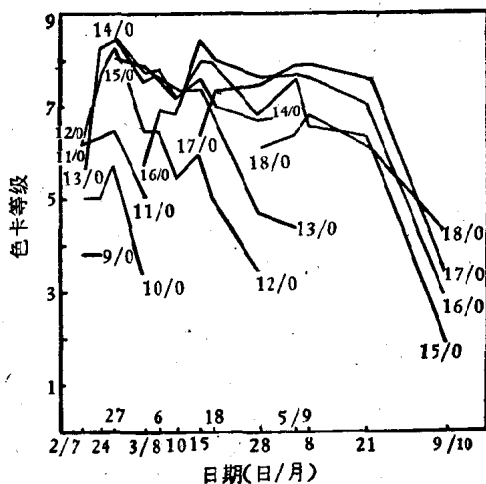


图 1-5 不同生育期各叶位叶色变化 (老来青品种, 1961年, 中国农业科学院江苏分院)

每个叶片的叶色都有由低到高再转低的过程, 同时也可看到某一生育期内, 若干张叶片叶色在程度上和时间上的相似性。例如在二黑阶段, 起叶色作用的是 13/0—15/0 的叶色, 它们的色级分别为 8.4, 8.3 及 8.1 级; 至幼穗分化初期二黄阶段, 它们分别下降至 7.3, 7.2 和 7.1 级, 叶色转淡。此时 16/0 叶尚未进入功能盛期, 叶色只有 6.8 级, 也是淡的。全田叶片颜色就比较淡。因此, 群体叶色的交替变化是与一定叶层的叶色交替有关。

在水稻整个生育期内，叶色“黑黄”交替变化究竟有无内在节奏，是不是高产规律的问题，有两种不同的看法。第一种看法认为水稻叶色变化有内在生理节奏的特点，它既是生物学的规律，也与高产规律有统一的关系。他们从一些资料看出，不加农业技术干扰或只作一般处理，不同地区不同水稻类型品种，不论是高产还是低产，都有叶色交替变化。如果施肥过多，叶色仍是交替变化，只不过在其一生中叶绿素含量均处于最高的水平，落黄速度较慢，叶绿素含量的变化幅度较小而已。叶色交替变化是不以人们意志所转移的内在规律。但是任其自然的变化并不能达到高产的要求，只有掌握这种特点，因地制宜，采取措施调节叶色变化的幅度和延续时期，才能达到高产。第二种看法认为，叶色变化不是内在节奏所制约的特性，不能看作是生物学规律，也不能看作是高产规律。如果是生物学规律，则任何地区不同类型品种都应有相同的黑黄变化，实际上高产水稻的黑黄是变化多端，例如老来青单季晚粳“三黑三黄”的叶色变化可获得高产，然而不出现“三黑三黄”或勉强出现第三“黄”的稻田，也可以获得高产。因此“三黑三黄”不是高产的必然规律，而仅是多种获得高产途径中的一种叶色变化与栽培措施紧密相关，它只能作为看苗诊断的指标之一。

三、水稻叶绿素的形成

近年的资料认为，叶绿素的生物合成过程是经过一系列步骤，形成原叶绿酯 a ，在光照还原下形成叶绿酯 a ，加上叶醇后就形成叶绿素 a 。在叶绿素生物合成的全过程中，既有酶参与的化学反应，也有与光有关的还原过程。

前质体的存在是形成叶绿素的主要内在条件，因为有了前质体，才有进一步形成原叶绿酯的可能性。在田间有时看

见个别稻叶的全片叶子或一片叶的局部变白,这是白化现象。白化现象之所以产生,主要是由于某些内在因素(如遗传性等)而不能形成正常的叶绿体,所以不能形成叶绿素。局部白化的稻株还可以生存,甚至开花结实,但产量不高,全部白化的稻株因不能制造有机物质而会死亡。

许多环境条件也影响叶绿素的生物合成。

光是影响叶绿素形成的主要条件。幼苗在黑暗或光照不足的条件下生长,由于光照过弱,影响叶绿素生物合成的光还原步骤,新叶绿素生物合成慢或不能合成,但叶绿素仍不断分解,分解大于合成,所以叶色变黄,呈黄化现象。黄化幼苗经光照后可以变绿。在培育秧苗时如遇长期阴天光照不足,秧苗会发黄;栽培密度过大或因肥水控制不好而贪青徒长的田块,由于上部叶片遮光太厉害,稻株下层叶片会发黄,等等,都是光照不足影响叶绿素的生成。

温度影响酶的活动,也就影响原叶绿素的形成,最终也就影响叶绿素的形成。一般叶绿素形成的最低温度是 $7-12^{\circ}\text{C}$,最适温度是 30°C ,最高温度是 40°C 。低温抑制原叶绿素的形成,所以早春寒潮来临后,秧苗叶色退绿。当温度在 12°C 以下时,当时正在生育的幼嫩叶片就丧失形成叶绿素的能力,所以,这些叶片全部或叶尖变白,即使转暖后也难全部恢复绿色。但不久后,即被转暖后形成的绿叶所遮盖,往往被误认为冷白叶会恢复绿色。在华中山区一些低洼冷浸田,一般籼稻品种在分蘖期间,由于白天温度高于 12°C ,叶绿素形成正常,白天生长那一段叶片呈绿色;晚上温度下降,在 12°C 甚至 7°C 以下,抑制酶的活动,不能形成叶绿素,甚至使类胡萝卜素合成也破坏,晚上生长那一段叶片便呈黄色或白色,这样就会出现黄绿或白绿相间的叶片。“节节黄”或“节节白”(又称“花稻”)形成的原因就在此。