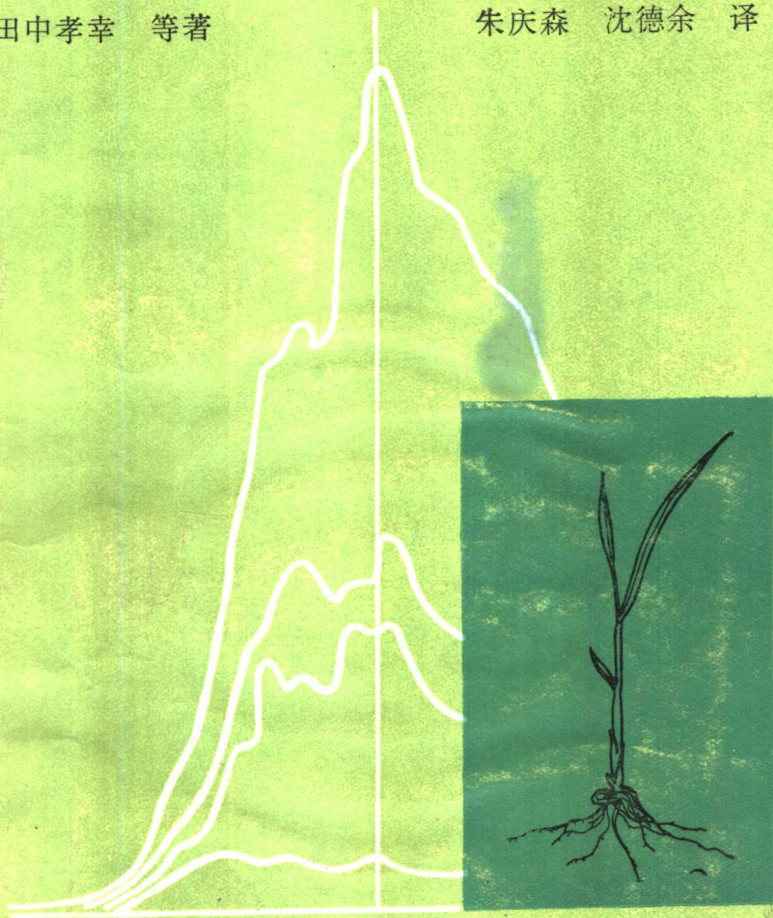


水稻的基础生理和生态

[日]田中孝幸 等著

朱庆森 沈德余 译



上海科学技术出版社

水稻的基础生理和生态

〔日〕田中孝幸 等著

朱 庆 森 译
沈 德 余

上海科学技术出版社

水稻的基础生理和生态

[日] 田中幸幸 等著

朱庆森 沈德余 译

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

上海发行所发行 上海东方印刷厂印刷

开本787×1092 1/32 印张7.375 字数161,000

1987年3月第1版 1987年3月第1次印刷

印数: 1—1,600

统一书号: 16119·927 定价: 1.50元

译者的话

本书系由日本农山渔村文化协会 1981 年 11 月出版的《稻作全书——稻作论和基础生理》一书中的生理、生态部分选译而成。内容主要介绍水稻生理生态的基础理论及其在生产中的应用。原著各节均由日本有关方面的著名专家撰写,汇集了近十余年来日本水稻生理生态研究的主要成果,取材严谨,文字简练,内容深入浅出。在翻译时删简了有关日本水稻生产环境的分析、日本水稻品种特性的记述以及抗病性遗传等方面的内容,对章节及图序、表序重新作了安排,使水稻生理生态方面的基本内容更为突出。

日本的水稻研究系统而且深入,有不少值得我们借鉴之处。目前国内介绍日本稻作理论与技术、水稻形态解剖与器官建成研究情况的译书已有几本,内容也较新。可是全面介绍日本水稻生理生态的译书《水稻的生理》、《水稻的生态》(上海人民出版社 1976 年出版),是根据 1962 年日本《作物大系》有关章节译出的,内容主要是日本 50 年代的研究成果,而本书则主要反映日本 60 年代至 80 年代初水稻生理生态的研究内容和水平,恰好填补了最近 20 年来这方面的空白,可以看成是前两本书的续篇。本书对从事稻作研究和技术推广工作的人员及农业院校师生均有参考价值,也可作为研究生的教学参考书。

本书生理部分的第一、二、三、五章为沈德余译,生理部

分的第四章和生产生态部分的第六、七、八、九、十章为朱庆森译,全书专业内容的查核及文字的删节、润饰亦由朱庆森完成。吴光南校订生理部分,曹显祖校订生态部分。在翻译过程中,得到凌启鸿、高煜珠、莫惠栋教授和贡复俊副教授许多帮助与指导,谨此致谢。译者的专业和日语水平有限,编译中错误与缺点难免,恳请读者批评指正。

一九八四年十二月

目 录

第一篇 水稻的生理作用	1
第一章 同化作用和呼吸作用	1
1. 光合作用、呼吸作用的机制	1
2. 与稻株同化、呼吸有关的因素	10
3. 生育阶段与光合及呼吸	21
第二章 营养生理	25
1. 营养成分的生理意义	25
2. 营养成分的吸收及其在体内的移动	35
3. 生育阶段与营养生理	51
第三章 水分生理	56
1. 水在稻体内的作用	56
2. 水在稻体内的运动	60
3. 水分的吸收、排出与环境条件	65
4. 各生育阶段水分生理的特征与水浆管理	68
5. 低湿田的长期排水及其理论	73
第四章 生育与植物激素	80
1. 植物激素及其作用	81
2. 稻的发育和植物激素	91
3. 生育的化学控制	98
第五章 物质的运转、灌浆结实	106
1. 同化产物的运转	106
2. 同化产物向各器官的分配	109

3. 灌浆结实	116
4. 与灌浆结实有关的因素	120
第二篇 水稻的生产生态	125
第六章 水田生态系	125
1. 物质循环与水田生态系	125
2. 水田生态系中的能量流	129
第七章 条件与生态	141
1. 育苗条件与秧苗的生态	141
2. 生育状况的地域性	146
3. 秋衰的生态	153
4. 赤枯病的生态	157
5. 倒伏的生态	164
6. 早贪青的生态	168
第八章 栽培和生产生态	170
1. 施肥效果的生产生态	170
2. 水浆管理的生产生态	176
3. 移栽稻和直播稻的生产生态	184
4. 早期栽培稻的生产生态	183
5. 高产水稻的生产生态	193
第三篇 水稻的品种生态	197
第九章 品种生态特性与水稻生产	197
1. 熟期性	197
2. 株型	200
3. 抗倒性	209
4. 耐肥性	212
5. 耐冷性	215
6. 穗芽性	218
第十章 稻米的品质和食味	220
1. 稻米的品质	220

2. 稻米的食味	221
3. 品种的品质和食味的关系	223
4. 构成食味的理化特性在品种间的差异	225
5. 关于食味的系谱论及其问题	226

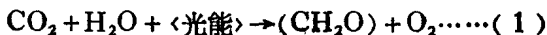
第一篇 水稻的生理作用

第一章 同化作用和呼吸作用

1. 光合作用、呼吸作用的机制

(1) 光合作用与呼吸作用 夏天，稻株在一小时内能增加自身干物重的9%。这是因为在强阳光下，绿叶旺盛地进行光合作用的缘故。稻株以空气中的二氧化碳(CO₂)、根吸收到的水分(H₂O)以及溶解于水的盐类为原料，利用太阳的光能不停地合成构成自身的有机物，这就是光合作用。

光合作用可以概括成下式。

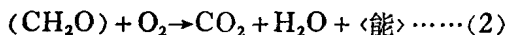


(CH₂O)是光合产物，如糖、淀粉等碳水化合物。当稻株体内CO₂固定后，首先产生的物质是糖，进而以淀粉的形式贮藏在体内。但实际上光合产物并不全停留在碳水化合物的形态上，而是转变成蛋白质、脂肪等构成生物体的各种各样形式的物质。

从 CO_2 到 (CH_2O) 的变化, 相当于 CO_2 被还原。1 个分子的 CO_2 的还原所必需的 4 个氢原子, 由 2 个分子的水 (H_2O) 供给。另一方面, 产生的 O_2 不是从 CO_2 来的, 而是从 H_2O 分子中的氧原子来的。即在这一氧化还原反应中, H_2O 中的 H_2 交给了 CO_2 中的 O_2 。

另外, (1) 式是利用光能向右侧进行的反应。因此, 光合作用是利用光能进行化学反应的一种光化学反应。再从产生的化学反应来看, 可叫做光氧化反应。

呼吸作用是生物体通过氧化有机物, 获得生活所必需的能量, 糖在氧化时产生下列反应。



稻株生长以至穗分化形成、抽穗开花、灌浆结实所必需的能量, 就是通过呼吸作用产生的。这些供稻株呼吸使用的有机物, 全部是由光合作用而来的。将呼吸作用与光合作用对比, 可发现, 无论是反应的原料与生成物, 还是能量的出入方面, 都与光合作用相反。就是说, 光合作用是将光能转化为化学能并贮存于碳水化合物中的过程。而呼吸作用则是分解碳水化合物、将贮存的化学能释放的过程。释放出来的化学能, 作为合成蛋白质、脂肪及其它各种物质的能源, 以及稻株体吸收及输送养分所必需的能源。通常稻株光合作用所产生的有机物的量, 比呼吸所消耗的量要多得多。这就意味着通过光合作用产生的有机物, 仅仅一部分为呼吸时所氧化, 以供给植株生活需要的足够能量, 剩下的一部分作为稻株生长的原料, 一部分根据不同的生育时期以淀粉的形式贮存在叶鞘、茎秆及穗中。

光合作用与呼吸作用可以上述 (1)、(2) 式表达, 但其内容是由相当复杂、精密的反应系统组合而成的。有关这些反应

系统的研究,近年来有新的突破,这里不作介绍。仅把与田间栽培有关的内容,以获取最高产量为中心,来谈谈光合作用与呼吸作用的问题。

关于稻的产量,松岛(1957年)提出了由单位面积穗数、每穗谷粒数、结实率、千粒重的乘积来决定的理论,并进而指出这四要素中千粒重受栽培环境的影响极小,因此,单位面积的谷粒数与结实率的乘积,即产量容器的量和与此相当的碳水化合物量的关系,决定了产量的高低。但一般这两者之间多呈负相关,若不打破这种关系,则增产就别无其它门路。这说明除了通过光合作用增加碳水化合物生产以求增加稻米产量外,是没有其它办法的。就是说,光合作用通过提供稻株生长的原料与能量,不断支配着稻株的干物质生产,从而左右着产量。

为了增加碳水化合物的生产,就要加大光合量,提高收入部分,减少呼吸量,缩小支出部分。为此,可将田间群体光合量用下式表示其构成要素的分解。

$$\text{群体光合量} = \text{叶面积} \times \text{光合能力} \times \text{受光能率} - \text{叶片以外的呼吸量} \dots\dots(3)$$

由此可知,增加叶面积、光合能力及受光能率,缩小叶片以外部分的呼吸量,是增加群体光合量的方法。

(2) 光合能力 光合作用在稻株体内只限于绿色部分,即在叶等含有叶绿素的部分。虽然穗、茎、叶鞘等也进行光合作用,但其量极少,仅能抵消这些部位本身呼吸作用的消耗。稻株进行光合作用的主体是叶片,它能进行5~10倍于通常呼吸作用的光合作用。

叶片的光强与光合的关系模式如图1-1。象这样表示光强与光合速率的量的关系曲线,叫做光-光合曲线。光强为

零，即在黑暗条件下的光合速率呈负值，这是在黑暗条件下的呼吸作用的表现。 CO_2 的排出速度随着光强的增大而减少，一旦达到某一光强值，则 CO_2 的排出与吸收均观察不到。将此时的光强称之为光补偿点。而光强一旦越过光补偿点，则开始吸收 CO_2 。 CO_2 的吸收速度随着光强增加而增加，在开始时呈直线增加。这一部分的斜率叫做光-光合曲线的初期斜率。光照进一步增强而光合作用却并不增加，这种现象称之为光饱和现象，达到光饱和的光强叫做光饱和点。

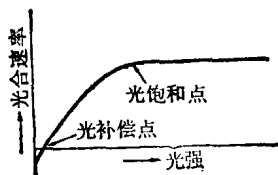


图 1-1 稻单叶的光合速率与光强的关系(田中原图)

这些体现光-光合曲线特征的呼吸速度、光补偿点、初期斜率、光饱和点、光饱和状态下的光合速率等，均是表示叶的光合能力的重要指标，它们随着叶龄及栽培条件而发生变化。尚未充分展开的嫩叶，其光合能力低，刚刚完全充分展开的叶，光合能力最高，其后随着老化而逐渐下降。一片叶的这种光合能力的变化，在个体某个时期不同叶位的叶间依次出现。总的说来，无论什么时期都是最上位的未展开的心叶光合能力较弱，而其下位的完全展开的叶及其下一叶最高，再向下的叶依次减弱。一旦顶叶抽出后，则总是顶叶的光合能力最强。

如上所述，稻株单位叶面积的光合能力，就单叶而言，叶在分化发育完毕、刚展开时，就进行很活跃的光合作用，而随着叶的老化则光合能力逐渐下降。那么，活动中心叶单位叶面积的光合能力，随着生育的进展有何变化呢？

据村田(1961)的研究，以早、中、晚熟品种供试，发现几乎不受品种成熟迟早引起的生育时期不同的影响，随着生育的

进展,只在开始几天有所上升,其后则逐渐下降。这种过程几乎完全相同。支配这种光合能力变化的原因,最主要的是氮素浓度。

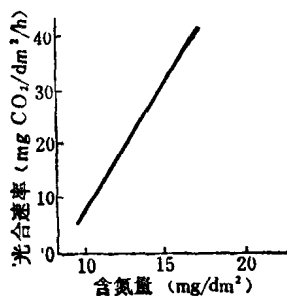


图 1-2 叶片含氮量与光合速率的关系(田中, 1972)

含氮量与光合速率之间有如图 1-2 所示的直线比例关系。生育初期光合能力之所以高,是因为稻体小,只要吸收少量的氮,稻株全体的氮浓度就能提高。而生育后期由于稻体干物重增大,仅吸收少量氮就难以提高全株氮浓度,所以光合能力低。

因此,要防止光合能力下降,就必须追施氮肥。而要使稻株充分吸收追肥所补给的养分,极为重要的是要保证根机能的健全。一般在生育后期光合能力衰退,为了提高叶片的氮浓度,以提高光合能力,在减数分裂期(抽穗前 18 天)及齐穗期追施大量氮肥是有效的。但把一生所需总氮量在生育初期施用,会造成过度繁茂而易倒伏。因此,在生育初期仅需施用为确保必要颖花数的肥料量;在生育中期为防止过度繁茂与倒伏,应进行中期搁田,这时不仅不施氮肥,反要加以限制;到生育后期则让稻株吸收大量氮肥以维持高水平的光合能力。这在肥水管理上是极为重要的。

(3) 叶面积指数 稻株在个体状态下生育和在群体状态下生育,其生产结构有明显不同。由于单棵稻株能从周围充分接受光照,光合量与叶面积成比例地增加,叶面积越大产量亦越高。但群体状态下的稻株,在生育初期虽然随叶面积的增大光合量也增加,但随着叶面积的增大,各叶之间遮阴严

重,叶片受光量减少,不能充分发挥它们可能达到的最高光合能力。这种倾向在群体越繁茂的情况下就越显著,这是由于下位叶的光合作用受到限制的缘故。

在群体状态下,稻株的繁茂程度用叶面积指数表示。即用叶面积为土地面积的倍数表示叶面积的多少。如叶面积指数为5,则意味着10a(公亩)稻田的叶面积为50a(公亩)。

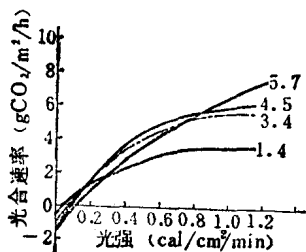


图 1-3 叶面积指数与
光-光合曲线的关系

(津野、北角, 1969)

图中数字为叶面积指数

图 1-3 为不同叶面积指数群体的光-光合曲线。叶面积指数为 1.4 时, 光强在 0.6cal①的范围内, 光合速率随着光的增强而增大, 但超过这一范围, 即使提高光强, 光合量也不增加。这就意味着在 0.6cal 时达到光饱和点。叶面积指数为 5.7 时, 光强度增加到 1.2cal, 光合速率也还随光强的提高而增

加, 呈光不饱和型曲线。

图 1-4 表示不同光强度下叶面积与光合速率的关系。光强高时, 叶面积指数小的情况下光合速率与叶面积成正比例, 然而, 一旦进一步增加叶面积, 则光合速率逐渐减弱。这是因为下位叶受光量逐渐减少, 终于到达补偿点以下, 而呼吸作用增强抵消了光合作用的缘故。另外, 叶面积指数增加亦即稻株基数增加, 结果, 茎、叶鞘的呼吸量增加而使光合量下降。

叶面积指数的增加使呼吸量成直线上升。因此, 碳水化

① 1cal(卡) = 4.18J(焦耳)——译者

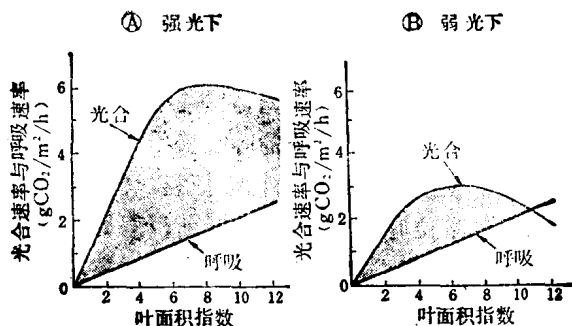


图 1-4 不同光强下叶面积与光合、呼吸的关系

(津野, 1970)

合物的生产量为光合量减去呼吸量所得的阴影部分。阴影部分最多的叶面积指数为最适叶面积指数。

光强弱时,随着叶面积指数的增大,很快就出现光合量下降。另一方面,呼吸量与光强强时的情况一样,随着叶面积指数的增加呈直线上升,所以最适叶面积指数值相当低。进行最大碳水化合物生产的最适叶面积指数,就因光强而有所不同,弱光情况下其最适叶面积指数小,强光下其最适叶面积指数大。由于日照的强弱在一天内是不断变化的,故最适叶面积指数也应考虑为不断变化着的数值。

由于叶面积指数与光合量存在着上述关系,在气候条件好的情况下,即使生长相当繁茂,而产量却并不下降,反而能增加。在日照不足的年份,即使叶面积指数与好年景相同,但也因生长过度繁茂而产量下降。由于叶面积指数与谷粒数一般呈正比例关系,所以根据日照强度控制繁茂度,是确保有足够的谷粒数又比较安全的措施。为此就要通过施适当的基肥,

采取初期促进生育的肥培管理，尽可能早地确保叶面积与茎数，在生育中期控制氮肥，防止叶面积过大。

叶面积指数达到最大值的时期为孕穗期。该时期一旦因生长过于繁茂而减少光合生产量，则形成茎秆的物质缺乏，从而易于倒伏。另外，由于供给根的呼吸基质*的减少，其呼吸显著减弱，使根的机能明显恶化。由于根机能的下降，使结实期吸氮能力下降，下位叶枯萎，引起的叶面积不足，进而使单位叶面积光合能力下降，减少了光合产物，结实率与千粒重降低，导致减产。

(4) 受光能率 所谓受光能率，是表示群体状态下一穴稻所能发挥其最大光合能力的比数。即在稻株相互遮阴、阻碍各叶片光合能力发挥的状态下，稻株群体利用日光的能率。自然状态下的群体的光合量由于光照不足，只能表现出较低

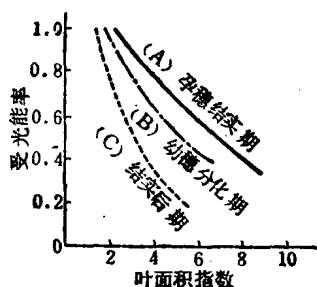


图 1-5 叶面积指数与受光能率的关系

(津野, 1970)

日照, $1.0 \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{min}$

的数值，用群体所具有的最大光合能力(单穴孤立状态光照充足的条件下的光合量)来除该值，即可求得受光能率。因此，其最大值为 1.0，一般都小于该值。

稻株群体一旦生长繁茂，相互遮阴，受光能率就下降。如图 1-5 所示，叶面积指数到 2.0 为止，其受光能率为 1.0，但随着叶面积指数的增大，受

* 呼吸基质，是呼吸的燃料，多为糖类，最易被利用的是葡萄糖。根的呼吸基质为由地上部输送来的光合产物，就稻株而言，是由于下位叶输送来的光合产物。

光能率却逐渐下降。

群体光合量不与叶面积成比例地增大，是受光能率下降的最大原因。其下降程度因生育时期与株型而异。如图 1-5 所示，一到结实期叶面积减少，所以受光能率上升。即使叶面积相同，在孕穗期与结实初期，由于比幼穗分化期及结实期的直立叶多，故受光能率高。

在叶面积指数完全相同、仅仅叶的排列方式(受光姿势)不同的两个群体里，光-光合曲线如图 1-6 所示。直立叶群体在自然条件下的群体光合作用呈光不饱和型曲线，弯曲叶群体呈光饱和型。可见，仅仅是叶的倾斜角发生变化，就会造成光合作用的明显差异。这种差异是每片叶的受光状态不同所引起，结果表现出来的就是受光能率的差异。也就是说，在弯曲叶群体中，上位叶引起的遮光严重，日照即使很强，也难以达到群体深处，所以群体深处叶的光合量难以增加。另一方面，射入的光达到某一强度后，群体上层叶就达到光饱和，因此，作为群体全部的光合量就不会增加，而呈光饱和型曲线。

与此相反，在直立叶群体中，光容易达到群体深处，随着光照的增强，群体深处叶的光合增加，故群体全部的光合有所增加。即使叶面积、单叶的光合能力相等，也因各叶片倾斜角度的不同而受光能率各异。群体光合量出现如此大的差异，在稻米生产上是特别值得注意的。就是说，在叶面积指数较

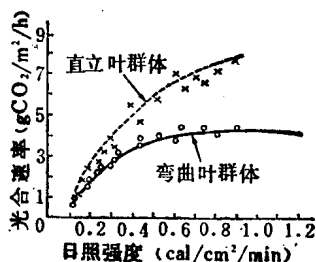


图 1-6 叶片直立与弯曲的群体的光-光合曲线
叶面积指数 7.1

(田中, 1972)