



世界农业
丛刊

水稻生理 生态译丛

(二)

农业出版社

水稻生理生态译丛

(二)

薛德榕 主编

水稻生理生态译丛

(二)

薛德榕 主编

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16开本 9印张 197千字
1982年7月第1版 1982年7月北京第1次印刷
印数 1—3,100册
统一书号 16144·2428 定价 1.00元

目 录

热带水稻生态生理学	吉田昌一 (1)
水稻品种生态	片山忠夫 (16)
光合作用和呼吸作用与作物产量的关系	田中明 (24)
稻田碳素循环 第Ⅰ报: 稻田表面同大气之间二氧化碳的交换	山岸徽等 (33)
稻田碳素循环 第Ⅱ报: 藻类的生物量及总产量	山岸徽等 (41)
稻田碳素循环 第Ⅲ报: 稻株群体的有机物质生产及太阳能利用	山岸徽等 (49)
有机质的作用	田中明 (57)
淹水土壤电化学的变化与水稻生长	F. N. Ponnamperna (67)
水稻土的化学变化	W. H. Patrick等 (77)
水稻氮素营养与生长 Ⅱ. 水稻秧苗氮素动力学的研究	米山忠胜等 (87)
水稻氮素营养与生长 Ⅲ. 正在发育的叶子里氨基酸氮的来源	米山忠胜等 (92)
水稻的硫营养	吉田昌一等 (97)
籼稻栽培中水分控制的生理学状况	村上 (105)
籼稻叶子光合活性的若干特征	A. Osada (117)
丧失生活力时水稻种胚贮藏物质组织结构的电镜研究	И. А. Вишнякова等 (123)
红光、远红光和蓝光对提高硝酸还原酶活性以及对黄化水稻幼苗吸收硝 酸盐的影响	佐佐川秀男等 (128)
栽培稻和稗草不同种植密度相互作用的试验	山岸等 (134)

热带水稻生态生理学

吉田昌一

一、导 言

由于水稻对环境的高度适应能力,以及人们有效地改造着环境,所以水稻能广泛地在不同地区以及多种多样的气候环境地带下种植。

从地理上看,北至中国东北的北纬 50°N ,南至赤道的苏门答腊中部、澳大利亚新南威尔士和南美南纬 35°S 的乌拉圭,都有水稻栽培。在印度客拉拉邦,海拔低于海平面的地方也种植水稻,在接近海平面的地方更有大面积的水稻栽培区,而在海拔2,000米以上的克什米尔和尼泊尔,也有水稻栽培。水稻既可种于高地,也可适当灌水栽培,甚至150—500厘米的深水层中也可种植。

Oryza sativa 是最主要的栽培稻种,普遍认为,它起源于东南亚某个地方。今天,它已广泛栽培于亚洲、非洲、欧洲、北美洲、中美洲、南美洲和大洋洲。生产统计表明,亚洲不仅是*Oryza sativa* 的发源地,而且也将继续是世界最主要的水稻产区(表1)。*Oryza* 的另一个栽培稻种 *Oryza glaberrima*, 起源于其他大陆包括非洲,而 *Oryza sativa* 是新近引进的作物。

表1 1971年世界水稻生产①

地 区	面积 (百万公顷)	总产量 (百万吨)	平均产量 (吨/公顷)
亚洲②	124.5	286.6	2.30
南美洲	5.7	9.2	1.63
非洲	3.9	7.7	2.00
北美洲和中美洲	1.4	5.3	3.73
欧洲③	0.8	3.2	4.30
大洋洲	0.1	0.3	6.24
总计	134.1	309.1	2.30

注: ①联合国粮农组织 (1972) ②包括中国 ③包括苏联

水稻每公顷平均产量介于1吨以上到6吨以上的范围(联合国粮农组织, 1972)。水稻产量的巨大差异,有一系列的生物学、环境学和社会经济学的原因。本文将讨论若干个有助于清楚了解水稻栽培品种对不同环境适应能力的基本概念,分析若干种影响水稻产量的气候因素,并将简要讨论水稻的生长型式和一些增产技术措施。

二、对环境的适应性

一个水稻品种的生长期,以及日长和温度对其生长期的影响程度,主要决定着这个品种对

一定地区正常栽培季节的特殊适应能力 (Chang和Vergara)。

Oryza sativa 的栽培品种之中, 籼稻品种群是热带地区例如东南亚广泛栽培的稻种, 另一个是粳稻品种群, 它适应于凉爽地区, 主要栽培于温带地区例如华中、华北、朝鲜和日本。在中国台湾省这样的亚热带地区, 籼稻和粳稻两者均有栽培。

适应温带气候的品种, 对日长变化是钝感或只是弱感, 并能耐低温, 而栽培于热带气候条件下的品种, 对日长有不同程度的敏感性, 而且对低温也是敏感的 (表 2)。

表 2 栽培于不同地区的水稻品种对光周期和温度的反应*

地 区	对 光 周 期 的 反 应	对 温 度 的 反 应
温 带	钝感至弱感。	苗期和生殖生长期能耐低温。
亚热带	钝感, 弱感至强感。	不同程度的高温能影响基本营养生长期。苗期对低温有不同程度的耐力。基本营养生长期一般不受高温影响。
热 带	许多品种弱感至强感, 钝感的品种很少。	苗期因低温而阻碍发育, 生殖生长期, 低温会降低结实率。基本营养生长期不受高温影响。

* Chang 和 Vergara (1971)

1. 对光周期的反应

过去 50 年来, 遗传学家和生理学家一直十分注意水稻的光周期反应。Vergara 等 (1969) 曾就这个课题发表过一篇简明而很有价值的评论。

水稻的生长发育可分为营养生长、生殖生长和成熟三个时期。营养生长期又可进一步分为基本营养生长期和感光期。水稻必须达到一定量的营养生长之后, 即通常要有 14—63 天的营养生长期之后, 至幼穗分化之前, 才给予短日照, 因为幼嫩的秧苗对光周期钝感, 所以秧苗生长的这个早期称为基本营养生长期。紧接着这个时期之后, 水稻植株进入感光期

(PSP), 这段期间, 稻株受短日照影响而开始幼穗分化。对光周期钝感的品种, 其感光期介于 0 至 30 天之间, 而对光周期敏感的品种, 感光期延续达 31 天以上。

不同水稻品种从播种到收获所需的时间之所以有很大的差别 (100 天至 180 天), 主要是由于营养生长期的长度不同所致。

不难理解, 这是由于水稻的地理分布十分宽广, 各稻产区水稻栽培季节内日长变幅介于 11—16 小时 (Moomaw和Vergara, 1965)。七个品种对光周期的反应曲线如图 1 所示。

不同纬度和不同月份日照时间的资料可据 Smithsonian 气象表查知。在把实验室研究结果应用于田间试验时, 这种常用的日照时间资料有不足之处, 因为这里的日长是指日出与日落之间的自然日照时间。但事实上, 在一定试验中, 很低的光强也能影响水稻的光周期反应

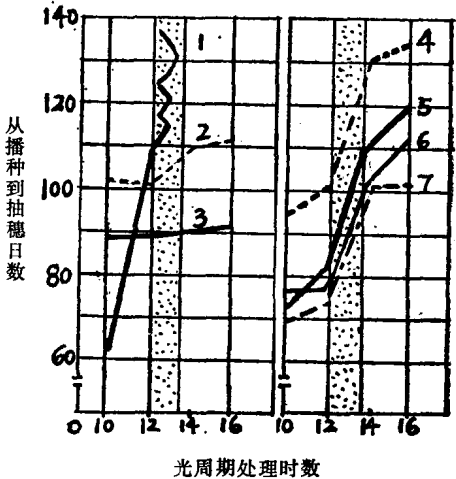


图 1 四种光周期处理对七个品种从播种到抽穗日数的影响 (Chang和Vergara, 1971)
品种: 1. Siom29, 强感光 2. IR8, 基本不感光 3. IR12-178, 完全不感光 4. IR5 5. C4-28 6. IR20 7. IR22
4—7 为弱感光品种。有细点区段表示洛斯·巴洛斯自然日长。

(Vergara等, 1969)。所以, 当需以实验室研究结果应用于田间研究时, 自然日长应增加晨昏的一段时间。传统的泰国品种 Siam29 号对光周期强感, 当给予 13 小时以上的光周期处理时就不开花, IRRI 培育推荐的改良品种 IR8、IR5、IR20、IR22 和菲律宾大学农学院培育推荐的改良品种 C₄₋₆₃, 对光周期均为弱感。IR12—178 对光周期完全无反应, 在不同日长下播种, 均能在相同日数后开花。日本北部的大多数品种对光周期也完全无反应 (坂本和鸟山, 1967; 和田, 1952)。

IRRI 的植物育种工作者致力于选育对光周期钝感型品种 (Beachall 和 Jennings, 1965), 这类品种周年均能开花和成熟。使用这类对光钝感型品种, 使得水稻栽培计划更为灵活, 也更适合先进农业的作物复种制的特点。另一方面, 在一定的环境条件下, 水稻品种感光性乃是一种有价值的特性。

浮稻在土壤尚可翻耕的季节, 及早播种, 通常在洪水退去时收割。播种后约 180—200 天, 洪水退潮期间, 浮稻才成熟。这样长的生育期, 需要感光性强的品种。至今尚未发现一个生育期长而又不感光的热带品种 (Vergara 等, 1969)。

当雨季显著推迟到来时, 感光性可以起着一种安全机制的作用 (岗, 1958)。热带亚洲的绝大多数地区, 雨季始期在各年度间常有变化, 难以预测, 而雨季终期却相当稳定, 因此, 当雨季推迟导致播种期推迟时, 感光性品种在其通常成熟期仍可成熟, 而与生长期缩短无关。但对光钝感型品种开花和成熟, 却需要一个特定长度的生长期, 因此, 这类品种在生长后期雨季停止之后常遭到干旱的威胁。

热带大多数传统性水稻品种是感光的, 迟熟而且秆高, 这些品种在高氮水平下栽培至生长后期容易倒伏, 导致低产。高桥等 (1967) 发现泰国普遍推广的感光性品种, 生长期较短, 而在农民迫于气候条件不得不比正常季节推迟移栽时, 其生长期更短, 且植株较矮。在一个比通常迟植两个月即 9 月才移植的迟植试验中, 所有的品种都获得最高产量 (表 3)。由于利用传统的籼稻感光型品种推迟种植, 防止稻株过度营养生长和倒伏, 结果获得高产。

表 3 热带传统品种的产量与移植期的关系*

品 种	产 量 (公斤/公顷)				
	7 月	8 月	9 月	10 月	11 月
Bangkhen 293	229	3,478	4,791**	3,386	2,435
Luang Tawng 101	67	2,455	4,121	3,098	2,234
Nang Mon S-4	155	2,222	2,971	2,010	1,174
Puang Nahk 16	4,136	4,104	4,769	3,492	2,388
Jao Luang 11	158	1,791	3,571	2,120	2,681
Khao Dok Mali 105	66	1,219	3,031	3,020	1,820
Bai Lod 104	388	1,758	3,519	2,241	2,019
Khao Pak Maw 17	265	1,537	3,820	2,187	1,528

* 高桥等 ** 表示最高产量

2. 对温度的反应

水稻对温度的反应比对日长的反应复杂得多, 而且对此研究也少。关于温度对水稻生长发育的影响, 石塚等 (1973)、西山 (1974)、Owen (1971c) 和佐武 (1969) 都曾做过综述。

温度对水稻生长的影响, 表现在两个方面。首先, 要在临界高温和临界低温范围内确定稻株能够完成其生长周期的环境条件; 第二, 在临界高温和临界低温范围内, 温度影响叶片、

稻穗的发育速度和成熟的快慢。因此，在一定环境下确定一个品种的生长期，最后再确定一个品种对环境的适应能力。

临界高温和临界低温因不同生育期而异（表4）。这些临界温度又因品种、临界温度期、温度日变化和稻株的生理活动而不同。

表4 水稻在不同生育期对温度反应的变化

生 育 期	临 界 温 度			资 料 来 源
	低	高	最适温度	
发芽	16—19℃	45℃	18—40℃	Chang 和 Vergara (1971); 西山 (1976)
出苗	12—13℃	35℃	25—30℃	西山 (1976)
生根	16℃	35℃	25—28℃	西山 (1976)
叶片伸长	7—12℃	45℃	31℃	西山 (1976)
分蘖	9—16℃	33℃	25—31℃	西山 (1976)
幼穗原基开始分化	15℃	—	—	Owen (1969, 1972a, b)
穗分化	15—20℃	30℃	—	西山 (1976); 佐武 (1969)
开花	22℃	35—36℃	30—33℃	Poggendorf (1932); 草柏和鹭尾 (1974); 佐藤等 (1973); 田中和和田 (1955); Vergara 等 (1970)
成熟	12—18℃	>30℃	20—29℃	西山 (1976); 吉田和 Parao (1976)

水稻植株大约在花粉母细胞减数分裂期（抽穗前 11 天）遭受 20℃ 以下的低温往往导致较高的不实率（佐武，1969）。在这个发育期，水稻品种对低温反应的差异已得到清楚证明。将易感品种农林 20 号置于 15℃ 以下保持 4 天，则有 51% 的小穗不育，而抗寒品种“早雪”置于同样条件下仅有 5% 的小穗不育。温度虽低于 12℃，但如只延续两天，并不导致不实率增加，如延续 6 天，不实率几乎达 100%。可见，不仅低温的程度而且周围低温的持续时间，都影响水稻植株对低温的反应。当日平均温度保持在 17.5℃，日夜温差为 10℃ 时（即 22.5°/12.5°），不实率明显减少，但日夜温差为 5℃ 时（20°/15°）与日夜温差为 0℃ 时（17.5°/17.5°），均导致同样高的不实率。这说明花粉母细胞减数分裂期日温比夜温低，其影响要更显著。另一方面，夜温在植株由营养生长期转向幼穗分化时是更为重要的临界值（Owen, 1969; 1972a, b）。当 IR8 品种在营养生长期置于冷凉的夜温下，而日温为 30℃ 时，幼穗原基不能分化。在生殖生长期和成熟期，同样冷凉的夜温对水稻也有不良影响，但在营养生长期则没有类似的不良影响（Owen, 1972a）。2 小时以上的 15℃ 凉爽的夜温，即可延迟台中本地 1 号的幼穗分化始期（Owen, 1972b）。

谷柳（1960）证实，早秧在日平均温度 13—13.5℃ 时可以移栽，而水秧要在日平均温度上升到 15.0—15.5℃ 时才能移栽。早秧的淀粉和蛋白质含量比水秧要高，因而发根力也较强。

上述事例说明温度对水稻不同生长发育期影响的复杂性。因此，必须注意表 4 中列出的各种临界温度。当最适温度持续期较短时，选择在温度降至临界温度以下之前已开花和成熟的品种，或者选择适合水稻栽培的地区，就很重要了。为此目的，经常使用积温和总热量（Chang, 1968; Went, 1957）。积温是全生育期或从播种到开花期的日平均温度的总和。14 个日本水稻品种从播种到开花的积温指标为 1,000—3,000℃，依品种、纬度和种植季节而定（鸟山等，1969）。

采用积温指标预报水稻品种在一定环境下生长发育期的可能性基于下列几点：

（1）温度影响叶片发育速度（出叶速度）。温度越高，出叶速度越快（荇田，1958；长

户, 1963; 吉田, 1973)。此外, 生长早期出叶快, 幼穗分化后逐渐变慢。根据积温指标, 幼穗分化前出完一片叶, 大约需要 100°C , 而幼穗分化后大约需要 170°C (荻田, 1958)。幼穗分化后通常伸出 3 至 4 片叶。如果一个品种在抽穗前主茎上长出 16 片叶, 那么, 幼穗分化前已长出 12 片叶, 以后再长 4 片叶。头 12 片叶的伸出共需积温 $1,200^{\circ}\text{C}$, 后 4 叶的长出则需要 680°C 。此外, 从长出剑叶到抽穗还需要 250°C 。如果一个品种栽培于平均温度 25°C 条件下, 伸出全部 16 片叶大约共需 85 天。

(2) 一个品种抽穗前主茎长出的叶数相当稳定, 大多数早熟至中熟品种主茎约有 10—18 片叶。对光周期钝感的水稻品种主茎叶片数是稳定的。例如, 不论种植季节如何, 在菲律宾洛斯·巴洛斯种植台南 3 号只长出 15 片叶 (田中等, 1964), IR_{747B2-8} 则有 13 片叶 (吉田和 Parao, 1976)。另一方面, 感光品种皮泰 (Peta) 和 BPI-76 分别长出 16—21 片叶和 13—23 片叶, 视种植季节而定 (田中等, 1964)。

(3) 由于上述两点, 使得对光周期钝感的品种在一定温度范围内从播种到开花的天数相当稳定。

(4) 在开花后, 温度能影响到籽粒的充实速度, 在日平均温度约 29°C 下, 完成籽粒充实大约需要 30 天, 而在日平均 18°C 下, 则需要 53 天 (山川, 1962)。根据积温指标, 以上时间范围内的积温约为 $870-954^{\circ}\text{C}$ 。在其他的研究工作中, 成熟期大约需要 $700-800^{\circ}\text{C}$ (石塚等, 1973; 荻田, 1958)。因此, 成熟期长度的变幅, 在凉爽地区例如日本北海道以及澳大利亚扬科, 约需 64—66 天; 在温暖地区如菲律宾洛斯·巴洛斯和中国台湾省台中地区, 只需 30 天。看来, 温度是影响成熟期长度变化的决定性因素, 但这种影响的品种间差异不显著。

一般说来, 在温带地区, 早春播种的作物需要较大的积温指标, 而一个适应温暖地区气候的品种, 当其种植到凉爽地区, 也需要较大的积温指标。为了解释这些发现, 朝隈 (1958) 把下限温度的概念引入积温指标中。据估算, 30 个品种的下限温度范围大约介于 $9-18^{\circ}\text{C}$ 。如果从日平均温度中减去下限温度, 则从播种到抽穗期间的积温指标为 $600-1,000^{\circ}\text{C}$, 因品种而异。适应于温暖气候的品种, 下限温度较高。积温指标之所以有用, 首先是因为它提供了在特定环境下估计特定品种生长期的方法。有人过于小心地试图准确计算个别品种的下限温度, 它可能低于积温指标值, 而且要计算这种积温指标更为复杂。若以 10°C 作为共同的下限温度, 对于预测低温条件下近似的生长期可能是更为有用。在这一点上, Chang 和 Vergara (1971) 在三个地点栽培 IR8, 发现其生长期与最低温度的相关, 比与积温的相关更加显著。然而, 他们在三个不同地点得到不同的回归方程, 指出单是最低温度, 并不能充分说明不同地点的 IR8 生长期的变化。

积温指标对于预测对光周期钝感型品种的生育期, 或者预测这类品种在一定环境条件下适宜栽培可能有价值。

石塚等 (1973) 曾讨论过日本北海道水稻栽培中运用积温指标的问题, 该地栽培着对光周期钝感型品种, 而且低温对于水稻生长是主要的限制因子。在日本南部, 一年可能栽培两季稻。荻田 (1958) 估计双季稻需要积温 $4,400-4,800^{\circ}\text{C}$, 指出在日本北纬 36°N 地区采用早熟、对光周期钝感型品种, 可以成功地栽培双季稻。

3. 对水分的反应

水稻的一个重要特性, 是具有在缺氧水层中有繁茂生长的能力。这是因为水稻有特殊的通气组织, 通过这种通气组织, 水稻能使空气从茎叶输送到根部 (岚和日田, 1955; 有门, 1953), 水稻因此可栽培在低洼地区, 例如沼泽地和其他排水不良的地区。利用发光细菌 (熊

田, 1949) 或用亚甲蓝被氧化为美蓝 (三井, 1960) 或用 ^{15}O (Barber等, 1962), 都证实茎叶能向根部输送氧气。

深水层常抑制种子发芽和秧苗生长。为了发芽、生根和秧苗生长, 一些籼稻品种比一些粳稻品种需要更多的氧气 (高桥, 1971), 所以, 这些籼稻品种的种子需要露于空气中或保持浅水层, 以保证其发芽和生根。

由于地形和降雨类型的影响, 低洼地区洪水的深度和淹深水的时间有所不同。Vergara等, (1976) 就深水区域提出三个范围:

(1) 深水地区, 水深超过 150—500 厘米, 田间通常保持 3—4 个月的深水层。孟加拉和泰国有大面积的深水稻, 这些地区种植特殊的品种, 称为“浮稻”。

(2) 洪水地区, 水深小于 150 厘米, 田间保持深水层达几个月, 分布于深水区域的边缘, 低洼地区和潮水沼泽地。印度遭受洪水的面积较大, 此处通常采用高秆籼稻, 称为“深水稻”。

(3) 淹水地区, 这类地区的水位变化不定, 稻作通常完全属水层灌溉。淹灌时期也有不同, 有些地区几乎全年淹灌, 而许多低地的水田, 仅在台风期或连续暴雨时淹灌。这些地区没有采用什么特殊的品种。

“浮稻”有一种抵抗水位突然上升的能力, 因而能迅速长出水面, 浮稻可生长到 6 米高, 每天一般可伸长 2—10 厘米, 最大伸长量每天可达 25 厘米 (Vergara等, 1976)。

根据水分管理状况, 水稻品种常被分为低地稻和高地稻。这两类稻在一些基本生理功能上是否有区别, 还不清楚。高地稻品种常为高秆且早熟, 抗稻瘟病, 而这些特性也很容易在低地稻上发现, 因此, 这些特性不是高地稻所特有。

三、气候因素对生育和产量的影响

1. 温度

甚至在临界低温和高温范围内, 分蘖、小穗形成、成熟以及稻谷产量与温度的关系比与太阳辐射的关系更为复杂, 因为不同生理过程常有一个最适值, 而且最适温度也因品种而异。因此, 一个试验的结果取决于所研究的温度范围是否高于或低于最适温度, 也取决于所种的品种。

发芽开始后, 温度即对生长产生巨大影响 (图 2), 温度越高, 生长越快。但在以后时期 (播种后 3—5 周), 除极度低温以外, 温度对分蘖速度和相对生长速度的影响是轻微的。在生殖生长期, 于 22—31℃ 温度范围内, 每株小穗数随温度降低而增加。从而, 当由营养生长期进到生殖生长期, 随着生育的进展, 最适温度似乎从较高移向较低 (吉田, 1973), 低温促进稻株小穗数增加。这与对其他农作物的研究结果相一致, 即在相对低温条件下, 多年生黑麦草 (Ryle, 1965)、小麦 (Owen, 1971a, b; Thorme等, 1968) 和大麦 (Tingle等, 1970) 的穗型增大, 小穗数和每个小穗的小花数均增加。

据报道, 在日本, 水稻成熟时的平均最适气温约为 20—22℃ (相见等, 1959; 松岛等, 1957; 松岛和角田, 1958; 田中, 1962)。这种最适温度与关于气候因素对水稻产量影响的统计分析结果相一致 (羽生等, 1966; 栋方等, 1967; 林田, 1964)。水稻籽粒发育的各个时期有各自最适宜的日夜温度组合 (松岛等, 1957, 1964; 松岛和角田, 1958)。低夜温有助于成熟, 这可能是因为温度与呼吸作用有关 (山本, 1954)。随着籽粒的发育, 最适平均气温从

21℃到 14℃逐步降低。

然而,在热带地区,日平均气温虽高达28℃或 29℃,但当太阳辐射增强时,这种高温对成熟也没有不利影响。在菲律宾洛斯·巴洛斯,水稻在 4 月和 5 月成熟,仍可获得 8—10 吨/公顷的高产。这两个月的特点是既有高温又有强太阳辐射。这也可能是由于籼稻品种能较好地适应高温,而粳稻品种在成熟时需要较低的温度。

温度在两个方面表现对成熟的影响。首先,低温有利于增加粒重(长户,1963;村田,1974)。一般来说,千粒重是水稻品种的一种特性,而且,在不同环境和不同栽培措施下,千粒重几乎是稳定不变的。然而,同一品种的千粒重在抽穗后三周则有变化,在平均温度为 22℃时,为 24 克,平均温度 28℃时,为 21 克(村田,1974)。其次,成熟期长度与日平均温度成反相关(山川,1962),温度越高,成熟期越短。因此,在持续的高温多云条件下,由于成熟期较短,对子粒充实反而更为有害。事实上,高温与弱太阳辐射相结合,能严重地损害成熟过程(松岛,1957)。

在最近我们以一个籼稻品种(IR20)和一个粳稻品种(藤板 5 号)就温度对于成熟的影响所进行的研究中,我们发现平均温度 28℃时,IR20 顶部籽粒在开花后 13 天内成熟,藤板 5 号顶部籽粒在开花后 18 天成熟(图 3)。在同一稻穗上,不同部位颖花开花日期通常有 3 天的差异。从全田来看,全部稻穗出齐约要 14 天。因此,在热带地区,日平均温度 25—30℃范围内,成熟期约在开始抽穗后 30 天。在水稻栽培学上,通常以抽穗 50%作为抽穗期,如果我们以此作为成熟始期,则热带水稻成熟期大约在抽穗后 23 天。

IR20 全穗成熟的适温范围为 19—25℃,而藤板 5 号则为 16—22℃。可见,IR20 比藤板 5 号能更好地适应于高温。

2. 太阳辐射

太阳辐射是绿色植物光合作用中利用能量的唯一形式,而温度或热能则不能用于光合过

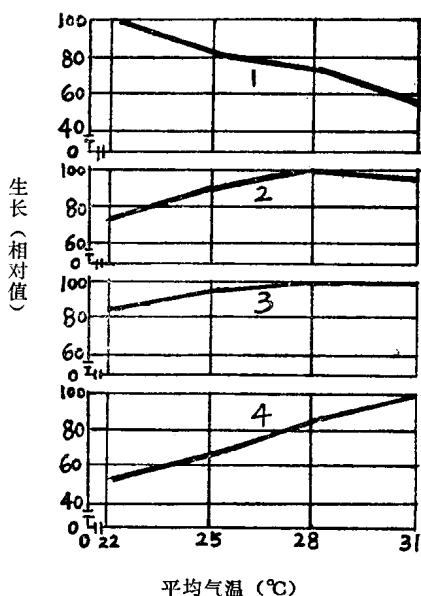


图 2 在控制环境中温度对于 IR8 生长的影响(吉田,1973)
1. 粒数 2. 分蘖率(3—5周) 3. 相对生长率(3—5周) 4. 生长率(0—1周)

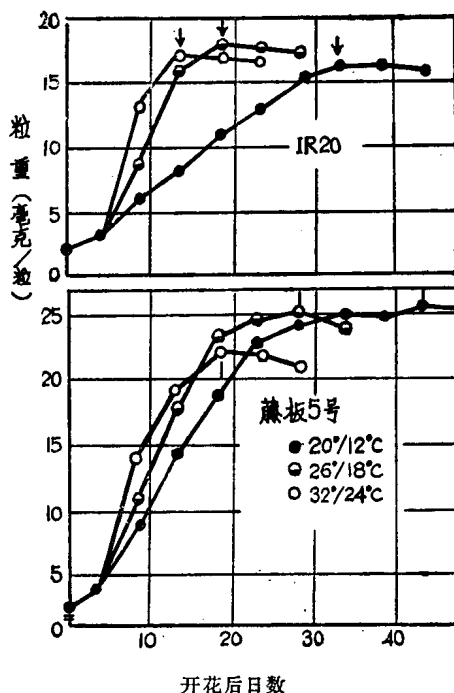


图 3 温度对于 IR20 和藤板 5 号子粒生长的影响
↓表示最高粒重日期

程。因而，太阳辐射量可通过光合作用而影响水稻生长。

水稻对太阳辐射的需要，因不同生育期而异（Stansel等，1965；吉田和Parao，1976）。在营养生长期，遮荫仅仅轻微地影响到产量和产量构成（表5）。然而，在生殖生长期，遮荫对小穗数和产量有着十分明显的影响，每平方米小穗数（粒数）与这个时期的干物质生产

表5 不同生育期遮荫对 IR_{747B-28} 产量和产量构成的影响*

光照 (%)	产量 (吨/公顷)	收获指数	粒数 (每平方米)	实粒率 (%)	千粒重 (克)
营 养 生 长 期					
100	7.11	0.49	41.6	88.9	20.0
75	6.94	0.48	40.6	89.9	19.9
50	6.36	0.51	38.3	89.5	19.9
25	6.33	0.51	38.1	84.3	19.8
生 殖 生 长 期					
100	7.11	0.49	41.6	88.9	20.0
75	5.71	0.47	30.3	87.8	20.3
50	4.45	0.40	24.4	89.4	19.5
25	3.21	0.36	16.5	89.4	19.1
成 熟 期					
100	7.11	0.49	41.6	88.9	20.0
75	6.53	0.49	41.1	81.1	20.0
50	5.16	0.44	40.6	64.5	19.5
25	3.93	0.38	41.7	54.9	19.1

* 吉田和 Parao (1976)

呈直线正相关，这意味着小穗数与这个时期的光合生产能力可能有关。成熟期遮荫也会显著减少实粒率，因而会明显降低产量。就子粒产量来说，对不同生育期太阳辐射的相对重要性进行比较，太阳辐射对产量的影响，以生殖生长期最为明显，其次是成熟期（图4）。在营养生长期，太阳辐射对产量的全面影响极小。在生殖生长期，200卡/厘米²/天的太阳辐射即能获得4吨/公顷的产量。要达到同样的产量，在成熟期稻株需要较少量的太阳辐射。

八个国家水稻栽培区域内，八个地点的太阳辐射量如表6所示。在水稻主要栽培季节，大多数地区月平均太阳辐射量变幅介于300—700卡/厘米²/日。因此，在大多数国家，全国平均产量低于4吨/公顷，投射辐射不太可能是水稻产量的限制因子。在澳大利亚新南威尔士试验田里，多年来都获得10吨/公顷的高产（Boerma，1964）。显然，那里投射的太阳辐射（表6）高是获得高产的主要原因之一。

在成熟期，当光合作用受到多云天气限制时，任凭天气的变化，贮藏性碳水化合物仍能

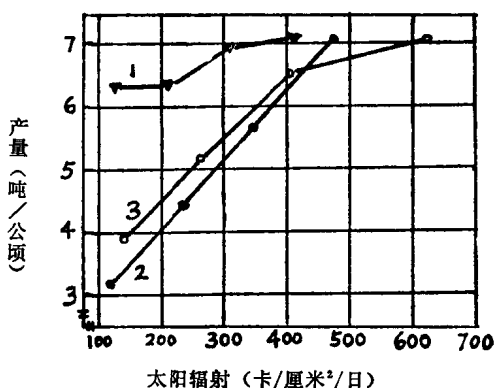


图4 在不同生长期太阳辐射对于 IR_{747B-28} 子粒产量的影响 (吉田和Parao, 1976)
1. 营养生长期 2. 生殖生长期 3. 成熟期

表6 水稻栽培区域内八个地点的太阳辐射资料 (卡/厘米²/日)

地 点	1月	2月	3月	4月	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月	12月
澳大利亚, 格里非次 ^①	700	670	520	380	260	250	240	340	460	560	720	710
印度, 马德拉斯 ^②	476	556	608	574	568	486	432	456	532	397	356	370
印尼, 雅加达 ^②	361	382	400	396	374	361	388	426	451	422	397	370
意大利, 米兰 ^②	62	133	220	366	493	499	515	430	325	188	84	47
日本, 大坂 ^②	206	295	330	393	381	322	375	444	349	349	298	228
菲律宾, 洛斯·巴洛斯	336	432	479	568	500	442	402	373	379	363	317	295
泰国, 曼谷 ^②	424	434	481	516	427	425	420	392	374	393	421	428
美国, 台维斯 ^②	158	256	402	528	636	702	690	611	498	348	216	148

① C. S. I. R. O., 格里非次灌溉研究区划, N. S. W., 澳大利亚气象资料 (1931—1967)

② 林

表7 灌溉水稻的需水量*

水分散失	
蒸腾	1.5—9.8毫米/日
蒸发	1.0—6.2毫米/日
渗漏	0.2—15.6毫米/日
田间操作用水	
苗床	40毫米
整田	200毫米
田间灌溉	1000毫米
	1240毫米

* Kung (1971)

维持水稻子粒的增长 (吉田, 1972)。应用 ¹⁴C 对水稻的田间研究表明, 68% 的贮藏性碳水化合物输往子粒, 20% 在成熟期间用于呼吸, 另有 12% 留在营养器官内。输往子粒的碳水化合物等于子粒碳水化合物的 21%, 或者说约相当于 2 吨/公顷 稻谷 (Cock 和吉田, 1972)。

3. 降雨量和需水量

在临界高温和低温范围内, 降雨量是天水田水稻栽培最主要的限制因子。在有灌溉设施条件下, 水稻生长及其产量多半取决于温度和太阳辐射。因为一定地区不同年份的降雨量和降雨次数的变化是不可预测的, 所以, 要找出降雨量和产量之间的简单关系是相当困难的, 充其量也只能根据长期的记载大体预报干旱发生的可能性 (Sastry, 1976)。要指出水稻的一般需水量也有困难, 因为地形、土壤性质和不同地点作物生长期长短均有很大变化。目前, 水稻似乎限于栽培在年雨量超过 1,000 毫米的地区 (Kung, 1971)。

表7概述了中国、日本、朝鲜、菲律宾、越南、泰国和孟加拉等 43 个地点的水稻需水量 (Kung, 1971)。对灌溉作物来说, 蒸腾是通过叶面丧失水分, 而蒸发是从自由水面散失水分。从物理学意义上来说, 随着作物生长和叶面积增长, 蒸发面增加。蒸腾耗水随叶面积指数 (LAI) 增大而增加。当 LAI 为 3.5—4.0 时, 达到一种平稳状态, 当 LAI 达到平稳状态时, 蒸腾消耗约为 6 ± 2 毫米/天 (加藤等, 1965a), 这约为蒸发损耗的 90% (加藤等, 1956b)。

地形、土壤性质和水深对渗漏有着巨大影响。在日本进行的研究指出, 沙质土壤栽培的水稻其需水量约三倍于粘质土壤栽培的水稻 (福田和筒井, 1968)。这种差别在很大程度上是由于水分渗漏损失的差异所致。事实上, 在栽培季节, 灌溉水稻丧失水分的三条途径之中,

变化最大的是渗漏损失（表7）。灌溉水稻水分总丧失量为5.6—20.4毫米/天，但大多数总失水量观察值为6—10毫米/天。因此，为了水稻的良好生长，大约需要平均每月200—300毫米的降雨量。

旱稻栽培在若干方面不同于水稻。首先，由于没有田埂，大雨期间，地表径流造成水分流失。大多数旱地稻田的倾斜地形进一步加剧这种损失。第二，作物生长早期，旱地土表蒸发比水田低很多，但至生长后期，这种差别可以忽略不计，因为土表蒸发耗水量仅及蒸腾耗水量的10%。第三，旱稻每单位叶面积蒸发量较水稻大，这大概是因为旱地环境比较干燥所致（加藤等，1965a）。如果降雨量分布均匀，则200—300毫米/月的降雨量已足够水稻良好生长的需要。在这种条件下，水份渗漏损失和地面流失是可以忽略不计的。但事实上，多数地方的降雨量是没有规律的和不平衡的。在低地稻田，日有效降雨量曾规定为不少于5毫米和不大于50毫米（福田和筒井，1968）。但在旱地稻田，日有效降雨量的上限显著小得多，这是因为旱地地表流失量较大。由于降水不足或灌溉不足，水分亏缺常常妨碍水稻生长。对于产量最重要的临界期是开花前10天至开花（表8）。在这个临界期严重的水分亏缺会导致出现高不实率，因而降低产量。由于这种反应是不可逆的，所以即使后期供给充足的水分也完全无效。另一方面，营养生长期的水分不足也可能减少最终的株高，减少分蘖数，以至减少叶面积。但是，在开花前，如果能给以足够时间的供水，则植株仍能摆脱阻滞状态，恢复生长。

表8 干旱对于水稻产量和产量构成的影响*

干旱处理（距抽穗日数）	产量（克/棵）	穗数（数/棵）	不实率（%）	结实率（%）	千粒重（克）
-55	18.0	11	11	70	21.8
-51	16.8	11	9	66	22.0
-43	19.5	11	14	65	21.5
-35	20.0	12	11	60	20.5
-27	17.0	11	12	54	20.2
-19	15.7	11	34	52	20.8
-11	6.5	10	62	29	21.6
-3	8.3	10	59	38	20.9
+5	16.5	11	10	59	21.9
+13	20.5	10	7	66	22.5
无干旱	22.7	10	15	65	21.9

• 松岛（1962）

4. 温度和太阳辐射的综合影响

当水分供应充足时，温度和太阳辐射似乎是影响产量的最重要的因子。但是，气候的影响，只有当优良品种实行合理密植，土壤肥沃，并充足及时地供应营养和彻底防治病虫害时，才能显著地表现出来。只有当LAI高或者产量超过5吨/公顷时，旱季和湿季的产量才有显著的差异（图5）。

水稻产量可以下式表示：

$$\text{产量（吨/公顷）} = \text{粒数/米}^2 \times \text{粒重（1,000粒重，克）} \times \text{结实率（\%）} \times 10^{-5} \quad (1)$$

每平方米粒数在开花前已经决定。粒重和实粒率也在开花始期至成熟期这段期间被决定。因此，开花前和开花后的气候条件通过各种途径影响着水稻产量。

在日本，一系列的研究指出，单穗产量随单位面积穗数增加而下降，这就导致许多温带

和热带的水稻科学家把成熟期作为影响最终产量的最重要时期来研究。

在日本,林田(1964)发现,水稻产量和8、9月的太阳辐射以及日平均温度有着密切关系。羽生等(1966)也发现产量和成熟期40天内日照时数以及日平均温度有着显著相关。因为上述两项研究是以土壤和气候不同的地点收集的资料为依据,所以,气候因子对产量的影响是否与土壤因子的影响完全分开这个问题仍未解决。村上(1973)在不同地点用相同的合成培养基栽培水稻,也证实产量与成熟期40天内的日照时数以及日平均温度有着密切相关,这些研究者推导出如下类似的公式:

$$Y = S[a - b(t - c)^2] \quad (2)$$

式中Y是产量,S是投射的太阳辐射或日照时数,t是成熟期内日平均温度,a、b、c是常数。尽管资料来源不同,但对于成熟期最适日平均气温大致相同,即介于21.4—21.8℃(相见等,1959;松岛等,1957;松岛和角田,1958;田中,1962)。

栋方等(1967)就产量、太阳辐射、温度和作物参数(例如粒数和叶片重量)之间的关系导出一个相当复杂的公式。最近林田(1976)试图以在日本进行的国际生物学计划(IBP)的试验结果作广泛的分析,导出如下公式:

$$Y = 382 + 0.627W_0S \quad (3)$$

式中Y是产量(克/米²),W₀是抽穗期干重(克/米²),S是抽穗后6周日平均太阳辐射(卡/厘米²/天)。式中W₀比之测定每平方米粒数不仅能更好地表示产量能力,而且也能更好地表达籽粒充实期光合器官的平均大小。因此,开花前的气候条件影响着作物的产量能力和成熟期光合表面的大小。

在热带,稻谷产量与成熟期间(Moomaw等,1967)或开花前15天至收割共45天内(De Deta和Zarata,1970)太阳辐射呈显著正相关。此外,田中等(1966)证实,稻谷产量和开花后干物重增加有密切联系,这说明在热带地区水稻成熟期也是籽粒生产的最重要时期。

因为籽粒碳水化合物的重要部分来自成熟期的光合作用(吉田,1972),所以成熟期活跃的光合作用是很重要的,但是,在一定地方成熟期是否比其他生长期对产量有更大的限制,那是另一个问题。水稻“库”的大小在很大程度上取决于每平方米的穗数。稻穗在授粉之后便成为“库”,其大小不仅取决于开花前,而且开花时也有影响。因此,开花前后气候影响的相对重要性,取决于“库”的大小是否限制着稻谷产量。

吉田和Parao(1976)指出,所有产量变化的81%是产量构成因素综合作用的结果,其中单是每平方米穗数一项就影响产量变异的60%。他们得出供试品系IR_{747B-26}的产量和气候影响之间的下列关系式:

$$Y = S(278 - 7.07t) \times 0.86 \times 18.1 \times 10^{-5} \quad (4)$$

式中Y是产量(吨/公顷),S是太阳辐射(卡/厘米²/天),t是开花前25天的温度(℃),0.86是平均结实率,18.1是平均千粒重,10⁻⁵是校正数。以上公式指出,在菲律宾洛斯·巴洛斯,生殖生长期(开花前阶段)的太阳辐射和温度决定每平方米粒数即“库”的大小,因

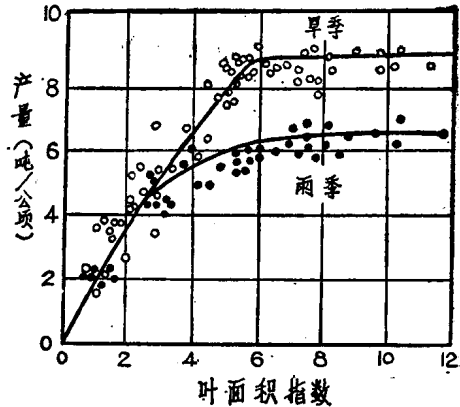


图5 1966—1971年, IR8 在旱季与雨季抽穗时叶面积指数与子粒产量的关系(吉田和Parao,1976)

而对水稻产量的影响最大。成熟期的气候条件比较稳定，因而对水稻产量没有多大影响。生殖生长期日平均温度、太阳辐射与产量之间的关系如图 6 所示。较低的日平均温度与较强的太阳辐射相结合便可以获得高产。然而，吉田和 Parao (1976) 在鉴定热带不同地点所得试验结果之后指出，气候条件在开花前或开花后对水稻产量是否有较大的影响，是一种地方性特点或季节性特点。因此，调查产量变化的原因，特别是在一定的综合条件下每平方米粒数和结实率的变化，乃是很重要的。

四、温带和热带的年生产力

在温带，每年能栽培一季或两季水稻，而在热带，只要灌溉有保证，一年可能栽三、四季。因此，可从每季产量和年产量两方面对水稻产量进行比较。

日本水稻最高产量，每公顷糙米 10.5 吨，相当于每公顷 13.2 吨稻谷（农业政策研究委员会 APSC, 1971）。在菲律宾洛斯·巴洛斯 IR8 旱季产量每公顷约为 10 吨 (De Datta 等, 1968)。从每季产量来看，温带产量高于热带，但就年产量来说，热带比温带具有更大生产潜力。

在日本北海道，一年只种一季，每公顷年产量约 6.5 吨（表 9）。在这个地区，低温常是作物失收的主要原因，因此，水稻产量不稳定，依气候条件而定。

在日本南部，可种双季稻，两季总产每公顷约 11 吨。在日本最南部的冲绳，一年可种三季，农家的稻谷产量曾达每公顷 15.3 吨。在菲律宾，四季水稻总产每公顷约达 24 吨。

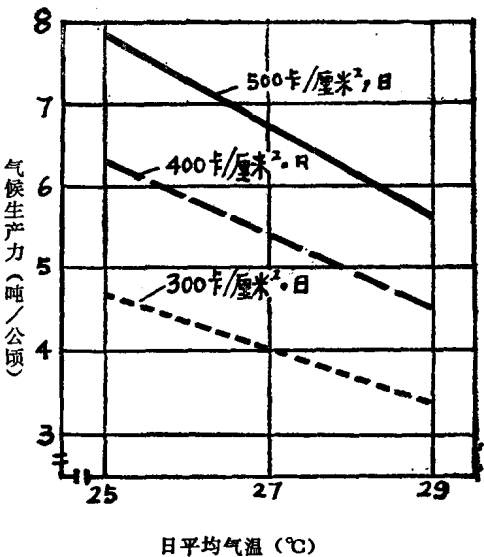


图 6 在菲律宾洛斯·巴洛斯开花前 25 天气候生产力指标与太阳辐射和气温的关系

表 9 温带和热带水稻年生产力

地 点	栽 培 季 节	产量 (吨/公顷)
日本, 北海道① (43°N)	5 月—10 月	6.5
日本, 四国② (34°N)	3 月—7 月	5.5
	7 月—10 月	5.4 10.9
日本, 冲绳③ (27°N)	1 月—6 月	6.2
	6 月—8 月	4.9
	9 月—11 月	4.2 15.3
菲律宾, 洛斯·巴洛斯④ (14°N)	1 月—3 月	8.5
	3 月—7 月	4.9
	7 月—10 月	5.9
	10 月—12 月	4.4 23.7

① 志贺等 (1971), 札幌两年 (1967 和 1968) 平均

② 荻田 (1958), 1952 年获得

③ 白石 (1966), 1963 年获得

④ 吉田和 Parao (1976), 三年 (1971—1973) 平均

上述资料清楚说明, 水稻年生产力, 热带比温带高。实际上, 水稻连作是不恰当的, 因为这样可以引起严重的病虫害。但是, 热带环境条件可使水稻在一年中任何时候栽培, 这就为计划水稻生产提供了较大的灵活性。

五、生长型和生长期

前已提及, 水稻一生可分为三个时期, 即营养生长期、生殖生长期和成熟期。从发芽到幼穗开始分化是营养生长期, 其最大特点是产生分蘖。从幼穗分化始期到开花, 是生殖生长期, 这段期间, 幼穗发育成为稻穗, 在形态上, 生殖生长期的特征是节间伸长, 这个时期, 决定着穗数和“库”潜力的大小, 同时, 水稻对低温、弱太阳辐射和水分不足等环境条件非常敏感。

从开花到成熟是成熟期。虽然开花前贮藏于茎秆和叶鞘内的碳水化合物一部分能转运到子粒中去, 但产量的主要部分是通过成熟期的光合作用产生的。因而, 水稻一生包括连续的三个发育时期。

田中(1976)提出, 根据水稻幼穗分化始期与分蘖增长的关系, 可以分为A、B、C三个生长型(图7a)。

A型: 最高分蘖期以后, 幼穗原基立即开始分化; 生长曲线一般为Ⅱ型或Ⅳ型(图7b); 开花整齐, 高产。

B型: 甚至幼穗原基开始分化后仍继续分蘖; 生长曲线常为Ⅲ型; 开花不整齐, 这是因为各分蘖的生理年龄变化很大, 产量常较低。

C型: 稻穗原基开始分化前分蘖早已停止; 生长曲线一般是Ⅰ型; 开花整齐, 但产量常较低。

生长型A、B、C是品种特性、环境和管理综合作用的结果。在气候对水稻生长曲线的影响之中, 温度的影响似乎最为重要(石塚, 1971; 田中和Vergara, 1967)。在高温下, 水稻的生长曲线倾向于Ⅰ型; 在低温下, 生长曲线像Ⅲ型。因此, 在热带延缓早期生长, 在凉爽地区则促进早期生长, 这样可以得到生长曲线Ⅱ和Ⅳ, 从而得到高产。在一定环境下选择品种和栽培措施, 应以达到A生长型兼具Ⅱ或Ⅳ型生长曲线为目标。

以上生长型主要是与营养生长阶段相联系, 因而在很大程度上便决定生长期的长短(即从播种到成熟的日数)。于是, 水稻产量与生长期之间显示出密切关系(田中和Vergara, 1967; 田中等, 1966; 河野和田中, 1968)。

在热带, 采用常规栽培法和普通商品品种, 当生长期约为130—140天时, 产量最高(田中和Vergara, 1967)。最适生长期受品种特性、栽培措施和环境的影响。河野和田中(1968)发现在高氮水平下为获得最高产量的最适生长期是120天, 在低氮水平下是160天。早熟品种的产量受插植密度的影响, 这是因为这类品种植株的营养生长期较短(表10)。在高度密植下,

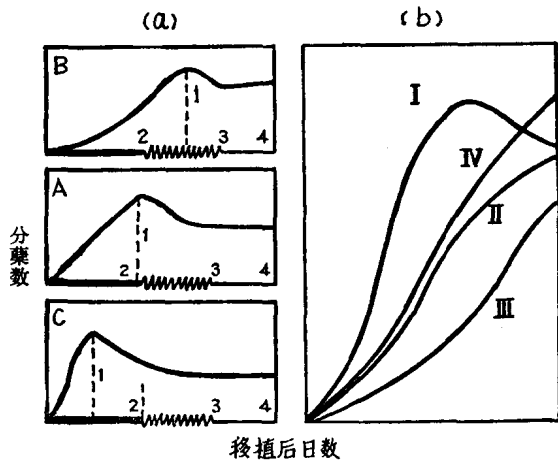


图7

(a) 三种生长型图解(田中, 1976)

1. 最高分蘖期 2. 幼穗分化始期 3. 开花期 4. 成熟期

(b) 各种生长曲线图解