

作物生理讲义

水分生理

(日)

主編 山田 登 林 武 次

作物生理讲座

第3卷 水分生理

[日]戸苅义次 山田 登 林 武主編

第3卷执笔人

小田桂三郎 玉井虎太郎 田口亮平

目黒猛夫 山崎 傳

余友浩 譯

上海科学技术出版社

內容提要

《作物生理讲座》原书共5卷，分別由日本有关专家30多人执笔，內容闡述各种主要农作物特別是水稻的生理問題。第1卷論述发育生理；第2卷論述营养生理；第3卷論述水分生理；第4卷論述細胞生理与酶系統；第5卷論述呼吸作用和光合作用。

譯本據原书卷次分卷出版。

第3卷論述作物的水分生理，內容共計8章：作物与土壤水分、作物的根系与吸水、作物的需水量、作物最适土壤水分的性质、旱田作物的用水管理特別是旱田灌溉与水分生理、抗旱性的生理、陆稻的抗旱性、旱田作物湿害的生理。（第1卷发育生理，第2卷营养生理已出版）

本书可供植物生理、农、林、园艺工作者以及綜合大学生物系和农、林院校师生参考。

作物生理讲座(第3卷)

水分生理

戸刈义次、山田 登、林 武主編

日本东京 朝仓书店 (1961年1月出版)

作物生理讲座 第3卷

水分生理

余友浩 譯

上海科学技术出版社出版 (上海瑞金二路450号)

上海市书刊出版业营业許可證出093号

商务印书館上海厂印刷 新华书店上海发行所发行

开本 850×1156 1/27 印张 6 12/27 排版字数 167,000

1965年1月第1版 1965年1月第1次印刷

印数 1—9,000

统一书号 13119·620 定价(科六) 1.00元

目 录

第一章 作物与土壤水分	(小田桂三郎)III-1
1. 作物与水分	III-1
2. 土壤水分的性质	III-1
3. 水分常数	III-2
(1) 最大持水量	III-2
(2) 孔隙临界点及最大田间持水量	III-3
(3) 田间持水量及持水当量	III-3
(4) 萎焉系数及初期萎焉点	III-3
(5) 吸湿系数	III-5
4. 有效水分	III-6
5. 土壤中和根际的水分移动	III-9
6. 土壤水分的测定	III-11
(1) 压膜装置	III-11
(2) 电阻法	III-12
(3) 中子水分計	III-15
第二章 作物的根系与吸水	(小田桂三郎)III-18
1. 根系的形态对吸水的作用	III-18
(1) 根系的表面积	III-18
(2) 根系的伸长	III-18
2. 根毛的作用	III-20
3. 根系的吸水	III-21
4. 根系与环境因素	III-23
(1) 地温	III-23
(2) 氧气和二氧化碳	III-23
(3) 土壤水分	III-25
5. 根的試驗方法	III-26
(1) 調査自然状态下根系形态的方法	III-26
(2) 根的机械力(伸长压)测定法	III-27
(3) 显微自动射线摄影术	III-28
(4) 根尖部分生长的测定法	III-29
(5) 微量蒸騰計	III-29

(6) 用电阻法测定根系吸水力	III-30
6. 吸水机制与扩散压差	III-30
第三章 作物的需水量	(玉井虎太郎) III-36
1. 需水量的意义及其表示方法	III-36
2. 影响需水量的各种因素	III-38
(1) 作物种类与需水量	III-38
(2) 作物的生长发育时期与需水量	III-40
(3) 光与需水量	III-41
(4) 气温与需水量	III-42
(5) 大气湿度与需水量	III-43
(6) 风速与需水量	III-44
(7) 土壤水分与需水量	III-45
(8) 施肥条件与需水量	III-48
3. 从实用角度计算的各种需水量	III-49
第四章 作物最适土壤水分的性质	(玉井虎太郎) III-52
1. 作物种类与最适土壤水分	III-52
2. 生理作用的种类与最适土壤水分	III-55
3. 含有物质的种类与最适土壤水分	III-56
4. 适合纤维发达以及坚实组织发育的土壤水分	III-57
5. 适合插条的成活和成活后的生长的土壤水分	III-59
6. 土壤性质与作物最适土壤水分	III-60
第五章 旱田作物的用水管理(以旱田灌溉与水分生理为中心)	(玉井虎太郎) III-62
1. 日本的旱田需要灌溉的理由	III-63
2. 旱田灌溉的效果	III-65
3. 旱田灌溉时期与作物的吸水过程及临界期	III-69
(1) 甘蔗生长中的吸水过程和灌溉时期	III-69
(2) 小麦和裸大麦生长中的吸水过程、临界期和灌溉时期	III-72
(3) 陆稻和水稻生长中的吸水过程、临界期和灌溉时期	III-74
(4) 大豆和甘薯生长中的吸水过程、临界期和灌溉时期	III-79
(5) 饲料作物的年間吸水过程和灌溉时期	III-83
4. 每次适当灌水量与土壤有效水分的特性	III-86
(1) 有效水分新的特性	III-87
(2) 新的有效水分的特性与每次灌水量计算公式的关系	III-88
5. 确定灌溉间隔的方法	III-90
第六章 抗旱性的生理	(田口亮平) III-96

1. 干旱形态的意义	III-97
(1) 干旱结构	III-97
(2) 干旱结构的建成	III-97
(3) 干旱结构的生理生态作用	III-98
(4) 抗旱性的生理作用	III-99
2. 细胞抗旱性的机制	III-100
(1) 原生质抗旱性的测定	III-101
(2) 细胞的干燥致死和影响细胞抗旱性的各种条件	III-102
(3) 原生质的性状与抗旱性	III-104
(4) 物质代谢与抗旱性	III-104
3. 锻炼和解除锻炼	III-107
(1) 依靠锻炼加强原生质的抗旱性	III-107
(2) 锻炼和解除锻炼的过程	III-108
(3) 锻炼与结构抗旱性	III-110
第七章 陆稻的抗旱性	(目黑猛夫) III-111
1. 综合性的表示方法	III-111
(1) 水旱田产量对比	III-111
(2) 干旱区/灌水区对比	III-114
2. 与水分平衡有关的表示方法	III-116
(1) 茎叶重/深根重(T/R')比与根型	III-116
(2) 其他性状	III-122
(3) 环境的影响	III-127
3. 与水的疏导有关的表示方法	III-135
4. 生理性的表示方法	III-136
(1) 稍微缺水时	III-136
(2) 严重缺水时	III-137
(3) 根据内部因素的表示方法	III-144
第八章 旱田作物湿害的生理	(山崎 传) III-149
1. 土壤的过湿与作物生理	III-150
2. 湿害发生的机制	III-153
(1) 土壤的通气不良对作物的直接影响(冬季的湿害)	III-153
(2) 过湿导致土壤的质的变化对作物的影响(春季及夏季的湿害)	III-155
3. 不同作物耐湿性的差异	III-156
4. 湿害与植物体的生理变化	III-161
索引	III-164

作物与土壤水分

1. 作物与水分

从生态学的角度研究作物与水分的关系时，在土壤→水→根→茎叶→大气，这一系列的循环中，土壤能供应作物多少有效水分；作物通过整个根系能吸收多少有效水分；所吸收的水分对作物的生长发育、产量和其他生理作用有何种影响是其中心課題。从相反一面来看，研究无效水分的性质和排除这种水分或使它变成有效水分，是与栽培技术有关的重要問題。

判断水分是否“对作物有效”，必須考虑下列条件：(i)土壤水分本身的性质；(ii)土壤內水分的移动；(iii)作物根系的伸展；(iv)土壤水分与根之間的渗透关系；(v)作物体内的吸水状况；(vi)蒸騰作用对水分的吸引等等。下文将分別討論这些问题。

2. 土壤水分的性质

目前，主要用土壤水分张力(soil moisture tension)来表示与作物有关的土壤水分的性质。这是从单位面积的具有一定含水量的土壤除去水分所需要的力，通常以水柱高度(厘米)或大气压作为单位。土壤水分之中，受重力支配而流动的水分(重力水，gravitational water)张力极小，仅为 $1/1,000\sim1/2$ 大气压，但土粒間隙以表面张力而保持的水分(毛管水，capillary water)张力較大，则为 $1/2\sim31$ 大气压，特別是为土壤粒

子所吸附而在其表面形成薄膜的水分(吸湿水, hygroscopic water)张力极大,甚至高达10,000大气压。

这样,土壤中的水分,由于性质不同,其张力在很广的范围内($1/1,000 \sim 10,000$ 大气压也就是 $1 \sim 10,000,000$ 厘米 H_2O)发生变化。为了简化起见,取水柱高度的对数,以 pF 来表示土壤水分的性质,这种表示方法已相当普遍。如用 pF 来表示,上述重力水为 $pF 0 \sim 2.7$,毛管水为 $pF 2.7 \sim 4.5$,吸湿水则为 $pF 4.5 \sim 7$ 。

3. 水分常数

上述对表示土壤水分的性质具有重要意义的 $pF 0$ 、 2.7 、 4.5 、 7 几个值称为水分常数(moisture constant)。

(1) 最大持水量

如把土壤柱的基部浸泡于水中,则水进行毛管上升。这时距离水面约10毫米以内的土壤含水量大致是一定的,即 pF 相当于0。这个值称做最大持水量(maximum water-holding capacity),是进行作物试验时常用以表示土壤性质;但如不考虑下述其他水分常数,而仅用此值来表示土壤水分的性质,则是否适宜还是值得怀疑的。

测定最大持水量通常利用 Hilgard 法。即在深1厘米、内径5.6厘米、底部每隔5毫米有直径1毫米小孔的金属圆筒底部铺一张薄纸,从

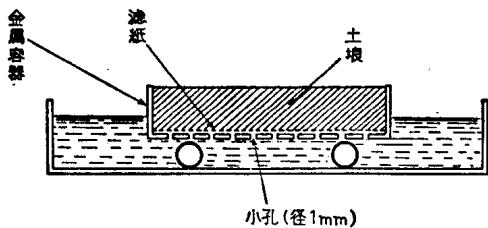


图1 最大持水量的测定
(Hilgard 法)

10厘米高的地方撒风干土,在桌子上轻轻予以振动、填紧,如图1所示,把下端浸泡于水中,使土壤进行毛管吸收。经过一小时,用滤纸擦去容器外部的水分,测定重量,置放在 105°C 充分干燥后,再测定重量,从下式计算最大持水量。

$$M(\%) = \frac{W-D}{D-H} \times 100$$

① p 是 pH 的 p 相同的对数, F 是土壤水分的能量——译注。

M 为最大持水量, W 为饱和时的水分重量, D 为干重, H 为容器重量。

(2) 孔隙临界点及最大田间持水量

降雨或灌水后, 农田的重力水被排除, 这时, 大孔隙的排水速度大, 小孔隙(比毛管孔隙大)的排水速度小。位于两者临界点的土壤水分, 张力为 pF 1.7 (0.05 大气压), 这个值称做孔隙临界点 (aeration porosity limit)。Carlson 等³⁾ 用电阻法(使用玻璃纤维部件, 参阅本章第 6 节)連續測定了 25 种土壤的田间土壤水分, 結果确认了这个值大致表示农田状态的最大持水量。

(3) 田间持水量及持水当量

在防止蒸发的条件下, 从水饱和状态的土壤柱完全除去重力水时, 残留的水分量称做田间持水量 (field capacity), 这个量以上的水分是在重力的支配下进行移动的重力水, 由于妨碍土壤中的通气, 作为不需要的水分, 又称做过剩水 (excessive water)。地下水位低而具有中等程度的透水性的农田, 降雨或灌水后經過 2~3 天的状态相当于这种田间持水量, 即 pF 为 2.5 (1/3 大气压) 至 2.7 (1/2 大气压)。另一方面, 对潮湿土壤施加相当于重力的 1,000 倍的离心力时, 残留在土壤中的水分量称做持水当量 (moisture equivalent), 即 pF 为 2.7, 除粗松土壤以外, 与田间持水量大体一致 (图 2)。

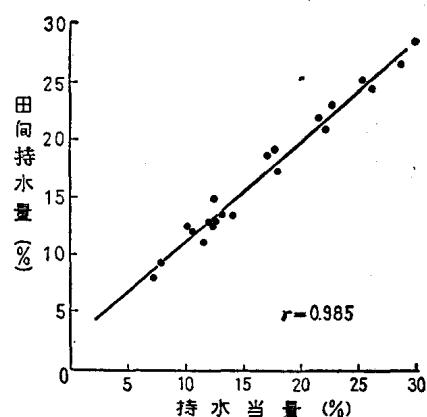


图 2 田间持水量与持水当量的关系
(Peele)

持水当量, 如用具有图 3 所示的沉淀管的离心机, 则很容易进行测定。即沉淀管外套内侧装有带孔基部的古氏坩埚, 其中盛有水分饱和的土壤, 以 2,800 r. p. m. 的轉速使水分离心时, 由于从中軸到土壤样品基部的旋转半径約为 12 厘米, 则产生相当于重力的 1,000 倍 (1,000 重力加速度) 的离心效果(见图 4), 测定残留水分重量, 就能得出持水当量。

(4) 萎蔫系数及初期萎蔫点

在完全盖复蒸发表面的土壤上栽培的植物, 给予不同的水分阶段时, 水分低于某一程度以下, 则植物萎蔫, 尽管再置放于饱和水汽中, 也不能

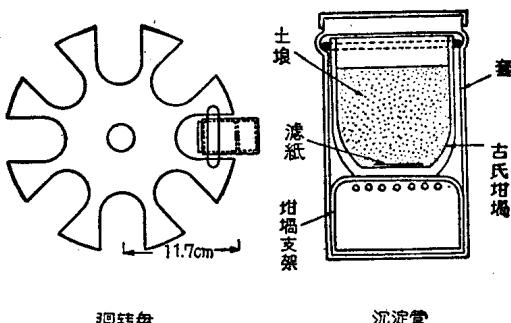


图 3 测定持水当量的离心机

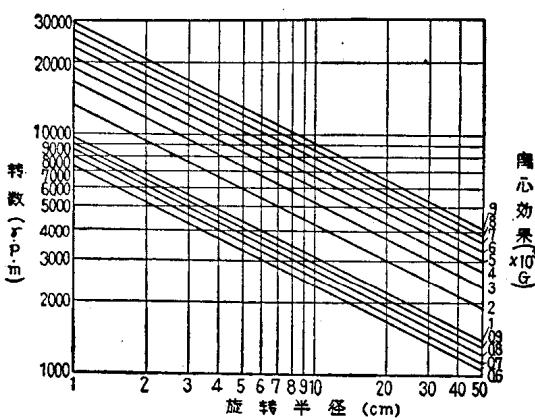


图 4 旋转半径及转数与离心效果的关系

恢复。这个值叫做永久萎蔫点 (permanent wilting point)，这时的土壤含水量叫做萎蔫系数 (wilting coefficient)。这个值，不論栽培何种植物，都因土壤种类而有大体一定的值 (表 1)，便是表示土壤水分性质的一种重要常数，即 pF 为 4.2 (15 大气压)。但在作物栽培上，并不是这种完全进入枯死状态时的值，而是前一步的停止生长而下部叶开始萎蔫时的值更为重要，后者叫做初期萎蔫点 (first permanent wilting point)， pF 約为 3.9 (約 8 大气压)。

过去，测定萎蔫系数多用幼苗法，即用向日葵、番茄等的幼苗测定完全萎蔫点，但这种方法既繁杂而又費时间。因此，近来常用耐高压的压膜装置 (pressure-membrane apparatus，参阅本章第 6 节)，在 15 大气压 (220 磅 psi) 下测定残留水分，以表示萎蔫系数。用这种方法測定的 15 大

表 1 不同土壤对不同作物表现的萎蔫系数
(Millar 等)

作物种类 \ 土壤种类	粗 砂 (%)	细 砂 (%)	砂质壤土 (%)	壤 土 (%)	粘质壤土 (%)
玉米	1.07	3.1	6.5	9.9	15.5
甘蔗	0.94	3.6	5.9	10.0	14.1
小麦	0.88	3.3	6.3	10.3	14.5
豌豆	1.02	3.3	6.9	12.4	16.6
番茄	1.11	3.3	6.9	11.7	15.3
水稻	0.96	2.7	5.6	10.1	13.0

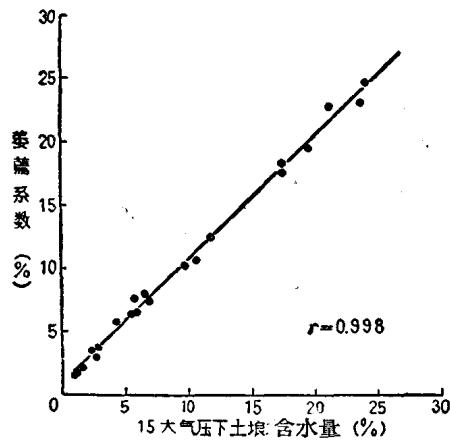


图 5 萎蔫系数与 15 大气压下土壤含水量的关系
(Peele 等)

气压下土壤含水量与幼苗法测定的萎蔫系数恰巧一致(图 5)。

(5) 吸湿系数

吸湿系数与干燥土壤在相对湿度 98% (25°C) 的空气中所吸收的水分量相等，同时也与盛有 3.3% 硫酸水溶液的容器内水汽平衡的土壤含水量相等。这是为土壤表面所吸附的水分，尽管施加相当于重力的几千倍的离心力，也不能除去，它的 pF 为 4.5 (31 大气压)，不能为作物所利用。

如用 pF —— 土壤含水量曲线来表示上述水分常数，则如图 6 所示。这样，表示水分张力与土壤含水量的关系的曲线叫做土壤水分特性曲线 (soil moisture characteristic curve)，特别在以 pF 为指标时，称做 pF 曲线，可从能量的角度明确地掌握土壤水分的性质。例如，图 7 表示不

3. 水分常数]

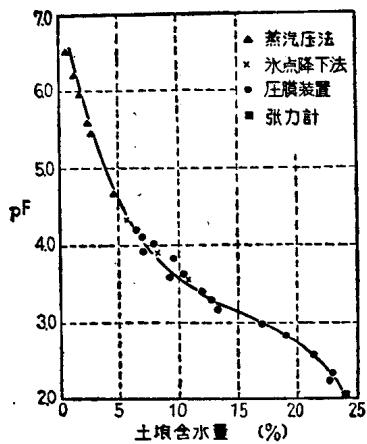


图 6 水分特性曲线
(Gurr 等)

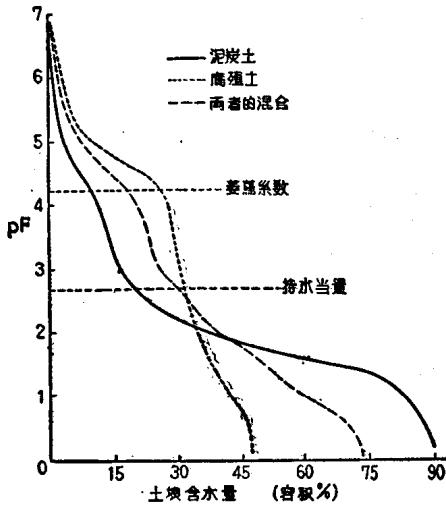


图 7 不同组成的土壤的 pF 曲线
(Jamison)

同组成的两种土壤的 pF 曲线，从该图可以看出，由于土壤所含水分的能量性质不同，以完全不同的含水量达到田间持水量或萎蔫点。两者的混合土壤显示两者中间的性质，而且尽管是同一土壤，其 pF 曲线也因团粒结构的有无而异¹⁰⁾。

这样，水分常数虽在质上即在能量上表现一定的值，但在量上即在含水量上因土壤组成而表现不同的值。

4. 有效水分

根据土壤水分的能量性质总结土壤水分的特性时，可得表 2，即有效水分范围 (available moisture range) 为 pF 2.5~2.7 (田间持水量) 至 pF 4.2 (萎蔫系数)，如果考虑到实际栽培，则 pF 为 3.9 (初期萎蔫点) 以内。各种土壤的这个范围内的有效水分如表 3 所示。从表 3 可以看出，有效水分因土壤组成而有显著的差异，可见极端的砂土和腐殖土在水分利用上对作物不利。特别是砂土，作物进行正常的生长发育所需要的 pF 值比田间持水量的 pF 值低得多⁵⁾。

Roe¹²⁾ 指出，一定深度以内的有效水分量可从下式求得：

$$\frac{(M_e - W_p) \times A_s \times D_s}{100} \quad (\text{单位: 英寸})$$

M_e 为持水当量; W_p 为萎蔫系数; A_s 为假比重; D_s 为土层厚度。

Land 等⁷⁾ 也根据同样的看法指出, 有效水分量可从下式求得。

$$SD \times VW \times (M - WP) / 100 \quad (\text{单位: 英寸})$$

SD 为所需深度; VW 为容积量; M 为这时的土壤含水量; WP 为萎蔫系数。

表 2 土壤水分特性一览

pF	0	1	2	3	4	5	6	7
含水量	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	1	10^1	10^2	10^3	10^4
水分常数	最大持水量	持水当量	初期萎蔫系数	吸湿系数	风干土	绝对干土		
种类	過剰水	有効水	無効水					
电 阻 (Ω)	400	600	100,000	2,000,000				
	150	3,000	300,000	5,000,000				

註: 風干及吸濕體電阻為概略的值

表 3 各种土壤的有效水分
(Bear)

	細砂 (%)	微砂質壤土 (%)	腐殖土 (%)
持水量	6.5	30.2	30.5
萎蔫系数	3.5	7.7	17.5
有效水分	3.0	22.5	13.0

注: 数值为对干土的百分比。

土壤中有效水分含量因土壤种类而有显著的差异, 通常对每升土壤为 50 毫升至 200 毫升左右⁸⁾。但这种含量大与“保水良好”是另一回事。有机物或胶体含量多的土壤保水良好, 但有效水分含量却低(表 4)。

但是, 这种有效水分范围内的水分不一定对作物表现同等的有效性。田间持水量状态的各种土壤的有效水分之中, 自由能为 1 大气压以上的水分和自由能为 1 大气压以下的水分的比率如表 5 所示。土壤中的有效水分因土壤种类而有显著的差异, 即在砂质土壤中低能水分较多, 在腐殖

表4 各种土壤的持水量和有效水分含量
(Curtis等)

土壤种类	每升土壤的水分量			有效水分量 (毫升)
	饱和 (毫升)	田间持水量 (毫升)	萎蔫系数 (毫升)	
泥炭土	900	200	110	90
微砂质壤土	600	275	130	145
同上下层土	375	320	280	40
腐殖土	470	315	260	55
细砂	385	80	30	50

表5 各种土壤中有效水分性质的差异
(Lehane等)

土壤种类	有效水分量 (in)	各种有效水分的比率	
		自由能为1大气压 以上的水分 (%)	自由能为1大气压 以下的水分 (%)
粗砂	0.44	95	5
细砂	1.30	78	22
细砂质壤土	1.88	64	36
微砂质壤土	2.12	43	57
微砂质腐殖土	2.56	18	82
腐殖土	2.80	22	78

表6 伤流停止点的性质
(Kramer)

作物种类	土壤种类	持水当量 (%)	萎蔫系数 (%)	停止伤流的土壤含水量 (%)	伤流停止点在有效水分范围内所占比率 (%)
锦紫苏	砂质壤土	19.4	5.0	11.48±0.69	55
番茄	砂质壤土	19.4	5.0	11.32±1.78	56
向日葵	砂质壤土	19.4	5.0	11.66±0.45	53
向日葵	腐殖土	44.0	25.0	33.45±0.48	55
向日葵	粗砂	2.04	0.04	0.94±0.42	55

注：锦紫苏(Coleus)为观赏植物。

质土壤中高能水分較多⁸⁾。Kramer⁵⁾就几种作物在不同土壤中的情况进行测定，其結果如表6所示。即不論在任何情况下，土壤含水量为有效水分量的約55%以下时，不是作物的伤流作用急剧衰退，就是停止。也就是说，尽管是同一土壤，有效水分之中接近萎蔫系数的部分即水分能量高的

部分，对作物的实际有效度較低。

当然，这里所讲的有效性是指从土壤水分本身的角度来看的可能为作物所利用的性质而言。实际上这种水分是否为作物所利用，还要看水分的移动性、根系的伸展和地上部的吸水体制等各种因素而定。

5. 土壤中和根际的水分移动

土壤中水的移动有：重力所引起的渗透作用；毛管力所引起的移动；以水汽形态的移动等。毛管力所引起的移动，作为有效水分的移动对作物影响很大，叫做毛管調節作用(capillary adjustment)。毛管調節作用在质上决定于水分张力，在量上决定于水分絕對量。二点間水分张力的差异越大，也就是說 pF 的差越大，或水分含量差越大，水分移动速度越大而移动量越多(图 8)。但水的移动距离和移动速度并不是很大的，从图 8 可以看出，水从含水率 28.9% 的土壤向干土进行毛管移动时，最大距离仅为 7.5 英寸，却需要 150 天。从含水率 15.9% 的土壤向干土进行毛管移动时，最大距离不到 2 英寸，却需要 156 天。据 Veihmeyer¹⁴⁾ 的試驗，水分从湿土向干土进行毛管移动时，最大距离仅为 12 英寸左右，却需要 140 天。

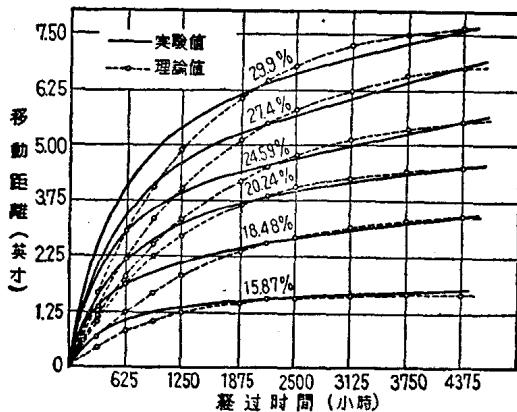


图 8 水分从不同含水量的湿土向干土的移动
(Gardner 等)

土壤水分张力与毛管輸(传)导度的关系如图 9 所示。从該图可以看出，土壤含水量低于相当于田間持水量的 500 厘米· H_2O ($1/2$ 大气压) 时

5. 土壤中和根际的水分移动]

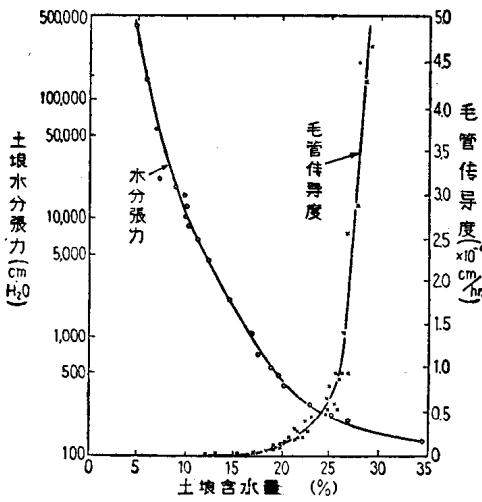


图 9 土壤水分張力与毛管輸(傳)導度的关系
(Staple 等)

毛管輸導度低，但土壤含水量高于这个水平时，毛管輸導度急剧增高，从而毛管調節作用加大。

另一方面，Peters⁹⁾用玉米測定了每一条根周围的水分移动也就是每一条根的吸水行动范围，其結果如表 7 所示。即根的吸水行动范围因土壤的組成和水分張力而异，吸水行动半径最高不过是 9 毫米左右。当然，这个值根据地上部的吸水体制而有相当大的变化。

表 7 根的吸水行动半径
(Peters)

土壤水分張力	供試土壤中微砂質粘質壤土的比率			
	25% (厘米)	50% (厘米)	75% (厘米)	100% (厘米)
1/3 大气压	0.225	0.264	0.236	0.185
1	0.398	0.329	0.316	0.224
1.75	0.384	0.375	0.357	0.258
3	0.577	0.508	0.403	0.288
8	—	0.702	0.719	0.885

注：供試土壤为微砂質粘質壤土和砂土的混合土。

水分的移动也多少受土壤温度的影响。例如两端的温差为 15°C 的土壤中的水分分布如图 10 所示。即經過 18 天，土壤中的水分分布表现約

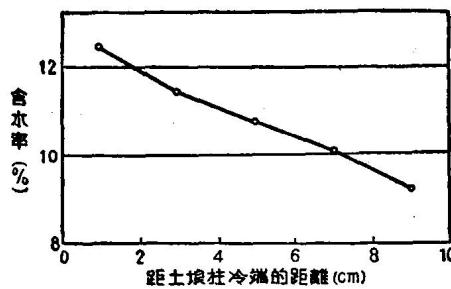


图 10 具有温度陡度的土壤中水分分布
(Gorr 等)

3.5%的陡度，冷端含水量高。

6. 土壤水分的测定

历来，关于测定土壤水分例如土壤含水量或水分张力等的方法有许多研究。这里简要地介绍其中几种新的测定法。

(1) 压膜装置¹¹⁾(pressure-membrane apparatus)

这是把土壤试样放入密闭室，施加一定的压力，抽出水分，测定土壤中的残留水分量，以了解 pF -水分含量关系的装置。这种装置由于可测定广泛的水分范围；特别是由于可施加较高的压力，在萎焉系数的测定和 pF 曲线的画制上得到了广泛的利用。

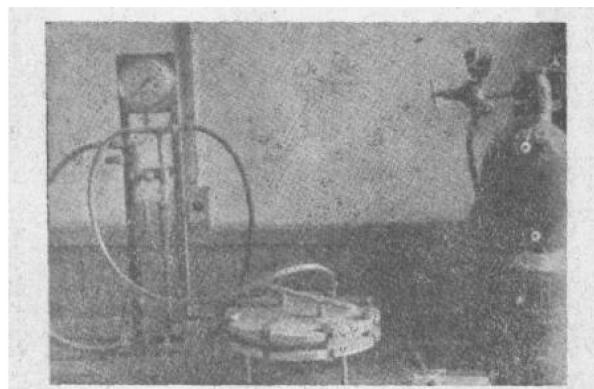


图 11 压膜装置
左：流体压力计及测压表；中央：密闭室；
右：压缩氮气容器

6. 土壤水分的测定】

[III-11]