

水稻生理

〔日〕戸蒔义次 松尾孝嶺 編



水 稻 生 理

〔日〕戸荏义次 松尾孝嶺 編

安 克 貴 譯

上海科学技术出版社

內 容 提 要

本书译自日文《稻作讲座》第三編生育編,共15章,原书由16位水稻专家执笔,对水稻的生理問題,闡述較詳,对于水稻栽培具有一定的参考价值,可供水稻工作者、农业技术人员、农业院校师生参考。

水 稻 生 理

原书名 稻作讲座生育編
原编者 [日]戶菊义次 松尾孝嵩
原出版者 东京朝仓书店
译者 安 克 貴

*

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証出093号

新华书店上海发行所发行 各地新华书店經售

上海市印刷五厂印刷

*

开本 850×1168 1/32 印張 5 4/32 字数 133,000

1959年12月第1版 1963年6月第5次印刷

印数 22,001—23,200

統一书号: 16119·378

定 价: (十二)0.74元

目 录

第一章 稻的一生.....1

- 一、稻的一生(概要).....1
- 二、稻的年龄(叶龄)和发育阶段.....3
- 三、营养生长期和生殖生长期的关系.....7

第二章 发芽.....9

- 一、稻谷发芽的特点.....9
- 二、种子吸水、新陈代谢、呼吸与环境的关系.....10
- 三、在发芽上所表现的品种特性.....12

第三章 根的发展.....16

- 一、发芽和发根.....16
- 二、稻苗的发根力.....16
 - 1. 秧田播种量与发根力的关系.....17
 - 2. 秧田日数和发根力的关系.....17
 - 3. 秧田肥料和发根力的关系.....18
 - 4. 旱秧田和水秧田对发根力的关系.....18
 - 5. 秧田水深和发根力的关系.....18

6. 日照和发根力的关系.....19

7. 罹病稻苗的发根力.....19

三、插秧后稻根的发展.....20

四、水稻的品种和根的发展.....22

五、栽培条件和根的发展.....22

1. 深耕和根.....22

2. 排水和根的发展.....23

3. 晚期灌溉和根的发展.....24

4. 本田肥料和根的发展.....25

5. 秋落和根的发展.....26

6. 培土和根的发展.....26

第四章 分蘖的生长.....28

一、分蘖数.....28

二、分蘖的鉴别.....28

三、主茎出叶期.....29

四、分蘖的出现期.....31

五、分蘖的顺序及应用.....33

第五章 穗的发展与开花

.....36

一、幼穗的分化发育.....36

二、开花.....41

1. 花的形态.....41

2. 开花时刻.....42

3. 开花顺序.....42

4. 开花温度.....42

三、受精.....43

1. 授粉.....	43
2. 受精.....	44

第 六 章 米粒的发育.....48

一、胚的发育.....	48
二、胚乳的发育.....	48
三、米粒的发育.....	53
四、关于稻的子叶.....	54

第 七 章 不完整米的发生.....56

一、不完整米(屑米)的性状 和发生条件.....	56
1. 不稔.....	56
2. 停止发育.....	56
3. 死米及半死米.....	57
4. 乳白米.....	57
5. 畸形米.....	58
6. 茶色米.....	58
7. 青米.....	58
8. 腹裂米.....	58
9. 腹白、心白.....	59
10. 裂壳稻(疵粒).....	59
二、什么样的米应当作不完 整米处理.....	59
三、不完整米发生的实况.....	61

第 八 章 同化及呼吸.....64

一、水稻的同化作用.....	64
1. 同化作用的意义.....	64
2. 同化作用和外界条件.....	64
3. 随着生育阶段的不同其 同化作用的变化.....	70
4. 水稻品种与同化作用.....	72

二、水稻的呼吸作用.....73

1. 呼吸作用的意义.....	73
2. 随着生育的进展,呼吸 作用的消长.....	73
3. 随着生育的进展,同化 和呼吸的规律.....	74

第 九 章 水稻的营养.....77

一、营养成分.....	77
1. 水稻必要的营养成分.....	77
2. 氮素.....	78
3. 钾.....	82
4. 磷酸.....	84
5. 硅酸.....	85
6. 镁.....	88
7. 锰.....	88

二、营养成分的吸收和在植 物体内的移动..... 88

1. 根的营养成分和呼吸作 用.....	88
2. 蒸腾作用和无机元素的 吸收及输送.....	89
3. 环境条件对营养成分的 吸收和运行的变化.....	89

三、从营养生理考察秋落和 增产栽培.....94

1. 秋落.....	94
2. 增产栽培.....	97

第 十 章 登熟.....98

一、植物体内淀粉的生成机 制.....98

二、登熟过程中种实内生理 的变化..... 100

1. 鮮物重、干物重.....	100
2. 磷酸化酶.....	101
3. 淀粉酶.....	102
4. 淀粉.....	102
5. 糖.....	102
6. 无机磷酸.....	103
7. 氫离子濃度及等电点.....	103
三、关于登熟的生理机制的 考察.....	103
磷酸化酶的分布和淀粉的形 成.....	103
四、結語.....	107
第十一章 稻的生理和原 生质.....	109
一、細胞和原生质.....	109
二、稻的特性及活力和原生 质流动的关系.....	109
三、养分水分的吸收和原生 质流动.....	111
四、物質的輸送与原生质流 动.....	112
第十二章 养分的蓄积和 移动.....	114
一、碳水化合物及氮素化合 物一般蓄积移动的过程.....	114
二、环境条件对养分的蓄积 运行的影响.....	120
1. 氮素条件的影响.....	120
2. 日照条件的影响.....	125
第十三章 水稻的生理障 害.....	128

一、赤枯病.....	128
1. 赤枯病的發生狀況.....	128
2. 發生赤枯病的条件.....	129
3. 赤枯病的發生原因.....	130
4. 赤枯病的防止法.....	130
二、水稻的早食青.....	131
1. 早食青的特征.....	132
2. 早食青發生的条件.....	133
3. 早食青的防止法.....	134
三、旱田改水田發生的食青.....	135
1. 被害的發生狀況.....	135
2. 發生的条件及其防止法.....	136
3. 食青發生的原因.....	136

第十四章 稻的生育和水 138

一、水和稻的生理概說.....	138
二、水和稻的生育.....	142
1. 水和發芽及幼苗的生長.....	142
2. 水和地上部的生長.....	143
3. 水和根的生長.....	143
4. 水分和穗的發育.....	145
5. 空气湿度.....	146
6. 水分和成熟.....	146
三、灌溉的功效和用水量.....	147

第十五章 水田小气象 149

一、水稻的感应气象.....	149
二、水田小气象的构成.....	149
三、支配水田小气象的条件.....	151
1. 水稻的条件.....	151
2. 水田的条件.....	152
3. 一般气象条件.....	152
四、水田小气象和稻的生育.....	152
1. 秧田的密播与稀播.....	153

2. 植行方向的差異.....153

3. 冷水灌溉和水稻生育的
关系.....155

五、小气象和病虫害.....155

六、小气象的改善.....157

第一章 稻 的 一 生

一、稻的一生(概要)

从稻种发芽到成熟,这段时间称为稻的一生。这段时间,除特殊情况外,在日本一般是120~180天。

稻的一生,大体可分为营养生长期和生殖生长期二个生长阶段(图1)。营养生长期,是水稻本身体积增大的阶段,这个阶段最明显的特征是增加分蘖数;生殖生长期是传递下一代的生长阶段,这一阶段最明显的特征是穗的形成和发育。上面两个阶段的划分时期是幼穗分化的始期。也就是说,稻谷在发芽后,逐渐开始分蘖,叶、根、茎等继续生长繁茂,到分蘖力开始下降时,茎的基部,开始

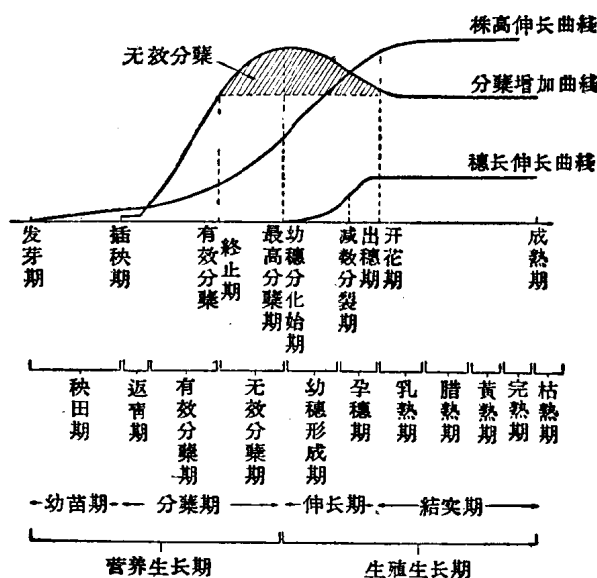


图1 稻的一生(原图)

产生所謂“穗的始祖”的幼穗,到此时为止,称为营养生长期。其后,幼穗逐渐发育、出穗而至成熟,这个阶段,称为生殖生长期。

营养生长期,又可分为幼苗期(秧田期),和本田的分蘖期。分蘖期可再分为返青期(活苗期)、有效分蘖期和无效分蘖期。在秧田期当然也会出现分蘖,但这种分蘖,除强大的以外,一般在插秧后,均将枯死。插秧后5~7天为返青期,不出现分蘖,但一經返青,分蘖便急剧增加。分蘖到一定时期便停止,以后弱小的分蘖便开始枯死,分蘖数逐渐减少,到出穗后,确定了穗数,分蘖数才固定下来。分蘖数最大的时期,称为最高分蘖期。出现的分蘖数与最后的穗数相同的时期,称为有效分蘖的終止期(见图1)。从返青到有效分蘖終止期,这段期间称为有效分蘖期。从这以后的营养生长阶段,称为无效分蘖期。就是说在有效分蘖終止期以前出现的分蘖,才能有穗,以后出现的分蘖,均将枯死,不能抽穗。有效分蘖終止期,必須在出穗后,确定了穗数,才能找出正确的日期,同时因年度的不同,有时前后相差15天左右,因此,实际上很难应用。但找出正常年份的有效分蘖終止期,对掌握培土,使用2,4-D,落干烤田及追肥等,都很必要。因此,調查有效分蘖終止期,也很重要。調查的方法是在返青后,每隔数日,在同一点上,取样10~20穴,調查其分蘖数,做成如图1的曲綫,在横綫上刻划出月日,就可求出有效分蘖終止期。如在6月下旬插秧,則有效分蘖終止期,多在7月15~20日之间。

另外,为了说明抽穗数占最高分蘖数的百分比,而用有效莖的百分率表示之。有效莖百分率的大小,虽然因栽培地区、栽培方法、栽培品种等的不同而有差异,但一般多为80~60%。

生殖生长期是从幼穗开始分化时开始的。生殖生长期,以出穗期为界,划分为伸长期与結实期。伸长期是从幼穗分化时开始,莖基部的节间,逐渐伸长,到出穗期间节间伸长格外显著,如我们所常見的稻草,有4~6个节间,大部在这个期间伸长完毕。这种节间的伸长和幼穗的分化发育,是出穗前生殖生长期的特征。由于节间的伸长,水稻渐渐增高。伸长期,更可細分为幼穗形成期和孕

穗期。幼穗形成期,是一个非常不明确用語,由于使用它的人不同,其含意也各异,所指的不一定都是同一时期。但一般说来,多数是指从幼穗开始分化,到轉入孕穗期这段期间。幼穗的分化,在生理上是所謂第一苞原始体分化期,在出穗前 30~34 天开始,到第二次枝梗(副枝梗)原始体分化为止,用肉眼是看不見的。因此,有人将能用肉眼看見的第二次枝梗(原始体)分化期,或穎花分化始期,看做是幼穗分化期。所以单说是幼穗分化期,必須弄清所指的是哪一个时期。第二次枝梗(原始体)分化期,正常年份,在出穗前 24~27 天,幼穗长 0.5~1.0 毫米。以后渐渐发育而轉入穎花分化期,据笔者观察,在很多情况下,幼穗长到超过 1 毫米时,幼穗尖端的穎花,就开始分化。穎花的分化期间較长,多經過 7~10 天。穎花分化期末,一般多在幼穗长达 1 厘米左右时。从这时开始,花药中出現細胞间隙,继之出現生殖細胞,到这时,幼穗长达 3~5 厘米。从这时开始,幼穗迅速伸长,約在一周内,就可达到 20 厘米以上。在这个幼穗伸长的最盛时期,花粉母細胞和胚囊母細胞,进行减数分裂。一般所謂的孕穗期,主要是指这个时期。在正常的年份,减数分裂期,多在出穗前 14~15 天开始,出穗前 10 天左右达到盛期,出穗前 5~6 天分裂終止。减数分裂期是稻的一生中最重要的时期之一。减数分裂期終止时,幼穗大体伸长完了,内外两穎,开始停止向纵横伸长,每穗的穎花数目,也已經确定。一經出穗,在当天或次日就开始开花。开花后 3 小时左右就受精完成。在一穗上,开花大体由上部尖端枝梗开始,逐渐开到下部枝梗,由始花到終花,一般需要 7~10 天。受精的胚和胚乳同时逐渐发育,糙米按长、寬、厚的順序完成整个发育。出穗后的結实期间,根据糙米的成熟程度和稻谷的色澤等,可分为乳熟期、腊熟期、黄熟期、完熟期、枯熟期等五个阶段。早熟品种一般在开花后 35~40 天,晚熟品种在开花后 60~65 天,就能成熟。

二、稻的年齡(叶齡)和发育阶段

人的一生,用年齡来区别,稻的一生,則用叶齡来区别,它对我

们有許多用处，因为在很多情况下，可以用叶龄来推算稻的发育阶段。

叶龄是用发芽后主莖(又叫母莖或主穗)上叶的数目表示的。从发芽到出穗，由主莖抽出的叶数，一般越早熟的品种越少，越晚熟的品种越多。也可以说抽不出許多叶就出穗的是早熟种，必須抽出許多叶才出穗的是晚熟种。出穗前，主莖出叶的总数，叫主莖总叶数。同一品种，在相同的耕作条件下栽培，在正常的年份，各年的主莖总叶数，大体相同。它表示品种固有的主莖总叶数。

叶数的計算方法，是除去发芽时包住幼芽的白皮叶(也叫子叶鞘)，以后出現的叶，按順序称为第一叶、第二叶、第三叶……。在各

幼 穗 發 育 阶 段	叶 龄 指 数
I 止叶原始体分化期	71
II 第一苞原始体分化期	76
III 苞原始体增殖期	78
IV 第一次枝梗原始体分化初期	80
V 第一次枝梗原始体分化中期	82
VI 第一次枝梗原始体分化后期	83
VII 第二次枝梗原始体分化初期	85
VIII 第二次枝梗原始体分化后期	86
IX 穎花原始体分化始期	87
X 穎花原始体分化初期	88
X I 穎花原始体分化中期	90
X II 穎花原始体分化后期	92
X III 花粉母細胞充实期	95
X IV 花粉母細胞減数分裂初期	97
X V 花粉母細胞減数第一分裂期	98
X VI 花粉母細胞減数第二分裂期	98
X VII 花粉母細胞減数四分分子期	99
X VIII 花粉外壳形成开始期	100
X IX 花粉外壳形成期	100
X X 花粉内容充实开始期	100
X X I 花粉完成期	100

叶充分开展的时候,则称为一龄、二龄、三龄……。如果一片叶尚未完全开展,则按该叶片开展的程度计算叶龄。例如第6叶只开展三成,则叶龄为5.3龄,如开展七成,则叶龄为5.7龄。这时,第六叶尚未完全开展,不能知其长度,可根据第4叶,第5叶的长度推算。在数叶数时,因老叶逐渐枯死,每隔2~3片叶可用铅油印在叶身上,记上第几叶,较为可靠。现在数叶的方法,有将邻近子叶鞘的不完全叶,也和子叶鞘一同除去将第二叶算做第一叶,在数时,应注意。

从上述的叶龄可以看出,具有同一程度的主茎叶龄的品种之间,在同一叶龄时期,其内部生理的生育阶段也大体相同。但在主茎总叶数不同的品种间,虽然叶龄相同,其发育阶段不一定相同。例如同是五龄的稻苗,主茎总叶数14和18的品种间,是有一定差异的。为了纠正这种误差,便于在主茎总叶数不同的品种间,比较其内部的发育程度,可以采用叶龄指数。所谓叶龄指数,是用叶龄总叶数除当时的叶龄再乘100。根据这个数字的大小,就可以推定其内部的发育阶段。因而虽然同是六龄,但主茎总叶数为14的品种,其叶龄指数为43,而主茎总叶数为18的品种,叶龄指数为33。

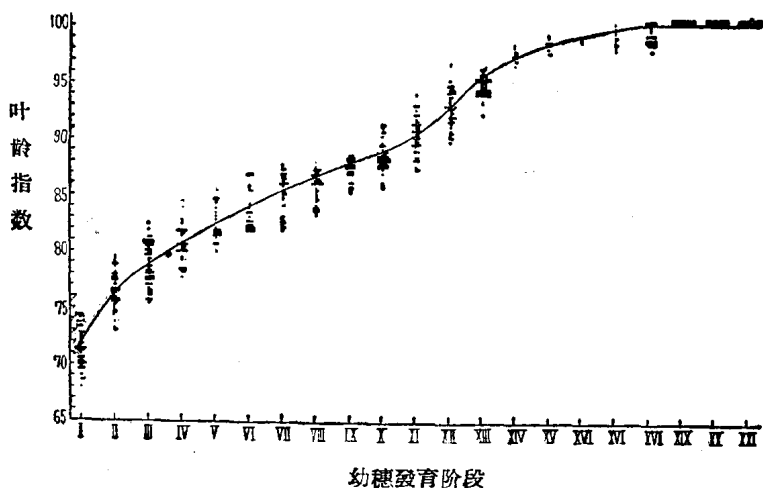


图2 叶龄指数和幼穗发育阶段的关系(原图)

所以主莖总叶数为 14 的早熟品种, 如果其移植适龄为 6 龄, 则主莖总叶数为 18 的晚熟品种的移植适龄, 应为 7.7 龄。由此可以理解, 晚熟品种的秧田日数虽较早熟品种长, 也不易受到不良影响的原因。

叶龄指数与幼穗的发育阶段之间, 据笔者实验, 得出如图 2 的关系。根据此图可不进行解剖或镜检, 只要知道苗龄指数, 就可推定稻体内部幼穗的发育状况。例如, 作为幼穗分化第一步的第一苞原始体分化期, 其叶龄指数约为 76, 勉强用肉眼可以看出的第二次枝梗原始体分化初期, 叶龄指数为 85, 幼穗长达 1~2 毫米, 颖花原始体将分化时, 其叶龄指数大体为 90, 止叶开始出现叶耳, 换言之, 即叶龄指数为 100 时, 则为先端粒的花粉外壳形成期, 中部粒是在减数分裂的盛期。

判断稻的一生中最重要的减数分裂期, 单凭叶龄指数是不够的, 经过各种调查的结果, 认为应用叶耳间长是适宜的。所谓叶耳间长, 是指止叶的叶耳与次叶(邻近叶)叶耳之间的间隔距离; 如果止叶的叶身抽出一半, 其叶耳仍在次叶的叶鞘内时为负, 二个叶的叶耳相齐时为零, 止叶的叶耳抽出时为正时, 则主莖的减数分裂期大体在叶耳间长为负 10 厘米时开始, 零时达盛期, 正 10 厘米时为减数分裂终期。

出穗后的发育程度, 过去曾用乳熟期、腊熟期、黄熟期、完熟期等用语, 或用出穗后的日数来区别。因感觉这些区别的方法不够, 笔者曾用稻粒的比重来表示。即干燥粒的比重, 为谷壳与其内部正在发育的稻米间空隙大小, 用数字表示, 作为指标。因此测定出穗后稻粒的比重, 即可表示出稻米的发育程度, 这个方法非常方便。但测定稻粒比重的方法, 不很容易, 比较简单的方法, 是用水或用有一定比重的溶液, 求出稻粒下沉的百分率来表示。例如: 出穗后, 每隔数日, 将收割的稻粒, 进行干燥, 除掉枝梗, 放入水中搅拌, 其沉下的百分率, 逐渐增大, 这个沉下的百分率, 即可看作是发育程度的指标。

三、营养生长期和生殖生长期的关系

前面已经叙述过,稻的一生可分为:以茎数的增加为特征的营养生长期和以幼穗的发育为主体的生殖生长期二个阶段。但这二个生长期的界限,往往不明显。一般(图1所示)多在茎数的增加开始停止时,幼穗开始分化。但早熟品种或晚插秧及在多肥或寒冷地区等情况下,在幼穗开始分化以后,仍然继续增加分蘖,即营养生长期和生殖生长期相互重叠。但在与上述条件相反的情况下,这二个生长阶段,多数能显著区别开。茎数增加开始停止的时期,也是最高分蘖期。因此最高分蘖期可以认为是营养生长期的终期。生殖生长期的开始是在幼穗分化期。所以营养生长期和生殖生长期的重叠或分离的关系,也就是最高分蘖期与幼穗分化期的关系。这种关系有三种情况:一种情况是在最高分蘖期前就进行幼穗分化,是二个生长阶段重复。另一种是最高分蘖期和幼穗分化期同时,这种情况是二个生长阶段连续。第三种情况是在最高分蘖后进行幼穗分化,这种情况是二个生长阶段分离。过去一般都认为在最高分蘖期过后,才进行幼穗的分化。日本用于稻作指导上的生育过程图,大体都是这样的,图1就是这种情况,应加以注意。

此外应注意的是:一般认为在相同的耕作条件下,同时移植的水稻品种,不论在什么地方,其最高分蘖期,大体相同,而与品种无关,但据笔者的研究,早熟品种的最高分蘖期早,晚熟品种的最高分蘖期晚。据此,可以根据品种早晚熟的不同推定最高分蘖期与幼穗分化期的关系。因为在正常的年份,由幼穗分化期到出穗的日数,没有明显的差异。并且对10个品种,经过四年的实际调查,也得到同样的结果。另外,在日本都、道、府、县进行的品种区域化试验中,也得出同样的结果。根据这些试验资料,最高分蘖期与幼穗分化期在同一时期的,以中熟品种为最多(这时早熟品种的幼穗分化期,必定在最高分蘖期之前),其次是早熟品种(这时中晚熟品种的幼穗分化期,必定在最高分蘖期之后),晚熟品种的

最高分蘖期与幼穗分化期在同一时期(这时中早熟品种的幼穗分化期,必定在最高分蘖期之前)的情况也不少。

总之,稻的营养生长期与生殖生长期之间,有相互重复,明显的分离,和在两者之间的三种情况。这种关系不仅因地方不同而异,就是在同一地方,也因栽培方法和栽培品种的不同,而有差异。必須在不同的田地中,进行幼穗分化期和最高分蘖期相互关系的調查。在稻作上,尤其在決定施穗肥,培土,撒布2,4-D,以及烤田等时期上,将起重要的参考作用。

(松島省三)

第二章 发 芽

一、稻谷发芽的特点

稻谷的发芽与其它禾谷类种子发芽不同的主要特点是对氧的要求程度极低。因为稻是沼澤植物，有在水中发芽的生态条件。高桥氏用经过灭菌的种子在完全不含空气的水中发芽。其后，永井氏也证明了糙米可以在无氧的地方发芽。但这种发芽，不是正常的，它虽发生幼芽，却不出现幼根。把因缺氧而生长受到抑制的稻谷，移植到普通空气中，使其继续发芽，则幼根就开始发育。

在无氧条件下发芽时，稻谷即进行分子间的呼吸，若使稻谷在深水中发芽，最初表现的是叶鞘的瘦弱徒长，主要原因是由于光弱和氧气不足。修雷达氏曾在用空气容量 $1/2$ 置换氮气的气体中进行发芽，其结果，叶鞘长度比在普通空气中发芽的长 $2\sim 3$ 倍。

稻谷在吸水开始发育时，先抽出芽或是先抽出根是与稻的生态相关联的。根据用增减发芽床水量的实验结果证明，这完全决定于发芽床含水量的多少。

水量比较多时，则先长幼芽，后长幼根。含水量少时，则先出幼根，幼芽的生长较迟缓和。

含水量大小的界限，因种粒的大小，陆稻和水稻，以及品种的不同而有差异。一般大粒种为 $20\sim 24\%$ 。小粒种因比较容易吸水，或因与大粒种比较，幼芽先发的倾向较强，含水量在 12% 时，幼芽就很早的在幼根发生以前开始生长。

光照对发芽的影响，一般不太多见，但对出现的叶鞘、幼根却有明显的关系。

在禾本科植物中，据说光照可以促进叶鞘的生长，但对稻来说，光照对叶鞘和幼根的生长都有抑制作用。

但这是指不徒长，正常的生长，特别是对位于叶鞘下部的所谓

中莖的部分，能完全抑制其生长。

栽培稻发芽的另一个特点是：因水稻、陆稻、早熟、晚熟及品种的特性等的不同，在发芽现象上，都表现得很明显。特别是产地緯度的高低，对发芽适温，发芽的温度界限的影响很大，这些情况，另項叙述。

二、种子吸水、新陈代谢、呼吸与环境的关系

种粒发芽的第一过程，从吸收水分开始，吸收水的速度，因温度的不同而有很大差异。根据近藤氏的材料，在水温 $13 \sim 15^{\circ}\text{C}$ 时，一昼夜的吸水量，为种子重量的 19%，三昼夜为 25%，五昼夜为 30%。另据小野寺氏的材料，则因品种的不同而有差异。水温在 0°C 时，第一天的吸水量，很多品种达到种子重的 17%，少数品种达 10%，五天后则吸水量达 $22 \sim 34\%$ 。不论任何品种，浸水后第一天，均能达到饱和水分的一半，约在七天后，达到饱和水量。

稻的吸水速度，随着水温的上升而加快，在 $0 \sim 10^{\circ}\text{C}$ 的范围内，呈直线的加快，但在 15°C 以上时，则不一定加快。

根据伊藤氏的报告，在 $16 \sim 32^{\circ}\text{C}$ 温度较高的情况下，稻的吸水量和浸漬时间的关系，大体呈现椭圆形。

稻的吸水量，究竟达到多少才开始发芽，在发芽生理上，也是一个有趣的问题，在浸漬的第一天，不论吸收多少水分，其内部变化不大，不能发芽。吸水后，必须经过一段时间，并且吸水量达到 25%，才能开始发芽。

稻谷吸水后发生的现象，是酶(酵素)的活动。

在休眠的米粒中，存在有淀粉酶、过氧化氢酶、氧化酶、过氧化酶、尿素酶、脂肪分解酶等。

根据丸田氏的材料，认为各种酶在发芽初期的作用，是逐渐增加的。

根据盛永氏的实验结果，在禾谷类中，过氧化氢酶的含量，以稻谷为最少，不到其他作物的 $1/10$ 左右，但随着发芽而增加，最后可达麦类的 70% 左右。