

农业科学参考资料

# 水稻生理

科学出版社

农业科学参考资料

# 水稻生理

浙江农业科学院水稻研究所 编辑

科学出版社

1980

## 内 容 简 介

本书从近年来外国刊物中一共选译了 19 篇有关水稻栽培与水稻生理学方面理论问题的论文。这些论文大部分选自日本科学家的著作；另外也选译了一篇菲律宾国际水稻研究所发表的有关施肥与水稻丰产生理学问题的文章。

在这一集中,包括水稻丰产的营养生理与施肥、稻田灌溉的水分生理、水稻的光合作用、水稻的花芽形成、植物光敏素与水稻胚芽鞘的生长、低温与高温对水稻生长及生殖的影响、机械移植稻苗(机插)受伤的物理性质以及水稻种子在贮藏过程的作用等。本集所介绍的内容,大都是水稻栽培与植物生理学理论中新近所注意的问题。

本书可供农业科学工作者、农业院校师生等参考阅读。

农业科学参考资料

## 水 稻 生 理

浙江农业科学院水稻研究所 编辑

\*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1980 年 5 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1980 年 5 月第一次印刷 印张: 7 1/4

印数: 0001—7,600 字数: 166,000

统一书号: 13031·1259

本社书号: 1752·13—12

定价: 0.95 元

# 目 录

|                                        |                                         |
|----------------------------------------|-----------------------------------------|
| 水稻高产的生理学问题.....                        | S. Yoshida J. H. Cock F. T. Parao ( 1 ) |
| 高产水稻的营养特性.....                         | 村山 登 ( 9 )                              |
| 氮、磷、钾在水稻植株代谢中的特殊作用.....                | 藤原秋男 ( 16 )                             |
| 根据水稻叶色和叶鞘染色百分率判断氮素限制的效果.....           |                                         |
| .....                                  | 松崎昭夫 松岛省三 富田丰雄 ( 24 )                   |
| 根据水稻生育量、叶色和叶鞘染色百分率判断氮素限制的效果 .....      |                                         |
| .....                                  | 松崎昭夫 松岛省三 富田丰雄 ( 29 )                   |
| 水稻“表根”的形成与水分管理的关系 .....                | 川田信一郎 副岛增夫 ( 35 )                       |
| 水稻植株在缺水情况下的光合作用 .....                  | 吉田昌一 盐谷美智 ( 46 )                        |
| 水稻与若干种其他作物叶子中光合作用的 $C^{14}O_2$ 固定..... |                                         |
| .....                                  | 石井龙一 鲛岛宗明 村田吉男 ( 53 )                   |
| 水稻的二氧化碳净同化量对干物重的换算率 .....              | 渡边岩男 ( 58 )                             |
| 水稻植株在花芽形成的光周期中对光的要求 .....              | 池田胜彦 ( 62 )                             |
| 植物光敏素对水稻胚芽鞘生长的作用 .....                 | 卞在俊 ( 67 )                              |
| 水稻植株减数分裂期对于低温最敏感的时期和雌蕊的受精能力.....       |                                         |
| .....                                  | 早濑广司 佐竹彻夫 西山岩男 伊藤延男 ( 73 )              |
| 低温处理对水稻植株花粉发育时期及其最敏感时期的影响.....         |                                         |
| .....                                  | 佐竹彻夫 早濑广司 ( 77 )                        |
| 低温处理对水稻植株减数分裂开始时的第二敏感期的影响.....         |                                         |
| .....                                  | 佐竹彻夫 早濑广司 ( 82 )                        |
| 稻穗外植物体内寒冷引起雄性不育 I. 穗外植物体培养法 .....      | 早濑广司 ( 85 )                             |
| 高温引起的水稻结实障碍 .....                      | 佐藤 庚 ( 88 )                             |
| 水稻秧苗物理性质和机械移栽时发生损伤的关系 .....            | 西尾敏彦 藤井定吉 ( 93 )                        |
| 未成熟水稻种子中的生长抑制物质 .....                  | 折谷隆志 折谷隆之 葭田隆治 ( 100 )                  |
| 贮藏过程中过度干燥引起水稻种子发芽力的降低 .....            | 西山岩男 ( 105 )                            |
| 编后记.....                               | ( 112 )                                 |

# 水稻高产的生理学问题

S. Yoshida\* J. H. Cock F. T. Parao

## 摘 要

水稻改良品种 IR8 的群体生长率随叶面积指数的增加而提高,直到叶面积指数达到 6 左右。超过此值,群体生长率几乎不再增长。群体的呼吸作用随叶面积指数的增加,呈渐近线地、而非直线地增加。总光合作用和呼吸作用两者与叶面积指数的关系相类似。在不同生长期,6 个品种呼吸作用的测定值在总光合作用的 40% 上下。这表示水稻的呼吸作用与光合作用成简单相关。每平方米谷粒数与至抽穗时为止的吸氮量和抽穗期的叶面积有密切关系。在菲律宾的洛斯巴诺斯,稻谷产量与谷粒数有密切关系,因为不管谷粒数和季节如何,饱满谷粒百分率和谷粒重几乎保持不变。茎秆短硬、叶子直立和分蘖力强被认为是理想的植物性状。抽穗前提高二氧化碳浓度使稻谷产量增加 29% 左右;抽穗后提高二氧化碳浓度则增加 21% 左右。抽穗前提高二氧化碳浓度稻谷产量增加与粒数和粒重增加有关。因此,如果由粒数和粒重决定的产量潜力,能够通过某些方法加以提高的话,那末,不论是植物的光合作用能力,光强或者开花后的二氧化碳浓度,都不会限制菲律宾洛斯巴诺斯旱季稻谷的产量。通过改进谷粒灌浆,提高光合作用效率或延长穗的生长期,或者增加运送到穗中的同化产物份额,可以进一步提高稻谷产量。

## 1. 绪 论

在 1964 年的水稻矿质营养讨论会上,水稻科学家所说的“株型”,受到生理学者和育种工作者相当的注意(国际水稻研究所,1965)。大家普遍同意,水稻植株的形态特征与水稻品种对氮素的反应密切相关,因而也与其产量潜力密切相关。虽然株型的基本概念不需要作任何改变,但最近品种改良的研究要求修改某些有关高产生理基础的概念,如已为许多水稻工作者所接受的“最适叶面积指数”便是其中之一。

## 2. 对最适叶面积指数的批判

水稻生理学上最重要的概念之一是:由于叶子相互遮荫增加,田间存在着一个最适叶面积指数。有几个报告指出,温带和热带地区的水稻群体都存在着最适叶面积指数值(殷宏章等,1960;村田,1961;武田,1966;田中、川野和山口,1966)。

当 IR8 这个改良籼稻品种推广后,我们开始怀疑,可能不存在最适叶面积指数,或者

\* S. Yoshida 的日文姓名为吉田昌一。——译者

这个半矮生性品种的最适叶面积指数值比其他品种高得多。否则,为什么 IR8 这个生长势旺、分蘖力强的品种在全世界不少地方的高氮素水平下表现较好? 如果水稻品种的最适叶面积指数值约为 5—6, 那末象 IR8 这样生长势旺的品种,在肥土的高氮素水平下必然会受到相互遮荫之害。

由于种植 IR8 群体叶面积指数高到 10 而不倒伏是容易的,所以我们在试验中,不必担心倒伏的影响。另一方面,对大多数粳稻品种来说,要达到这么大的叶面积而又不倒伏是困难的。

IR8 的实验表明,群体生长率随叶面积指数增加而提高,在弱光下直至叶面积指数值 5 左右,在强光下直至 7 左右,超过 7 以上,增长就平稳了,直到 10 为止。图 1a 说明了新近得到的这样一种关系的实例。在这个实验中,测定了群体的呼吸作用,并把它加在群体生长率上,以估算总光合作用。呼吸作用是根据夜间测定的速率来估计的,并按温度(而非光呼吸)加以校正。

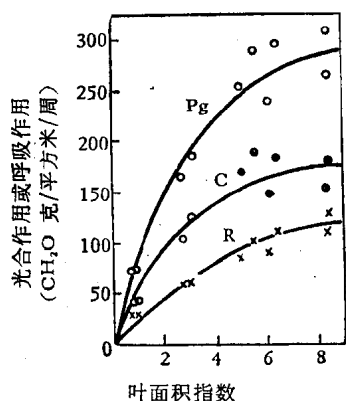


图 1a 总光合作用( $P_g$ )与群体生长率( $C$ )和呼吸作用( $R$ )之间的关系(品种: IR8)

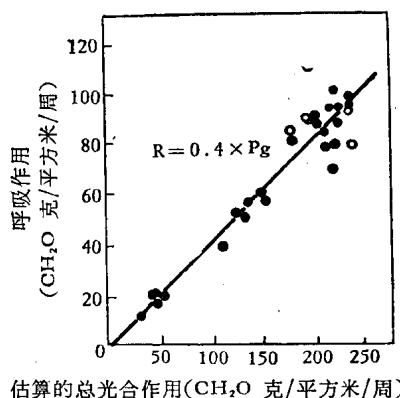


图 1b 总光合作用( $P_g$ )与呼吸作用( $R$ )之间的相互关系(品种: IR8、IR747、查亚、T141、西格迪斯、嘉农 242)  
● 开花前; ○ 开花后。

IR8 的群体生长率在叶面积指数值达到 6 左右以前,均随其增加而提高,到叶面积指数超过 6,直至 8 左右,则几乎不再增长。呼吸作用并非随叶面积指数增加呈直线地增加,而是呈渐近线地增加。根据呼吸作用与群体生长率相加估算的总光合作用,也随叶面积指数增加呈渐近线地增加。

为了收集更多的关于水稻呼吸作用与总光合作用之关系的资料,我们测定了株型不同的 6 个品种的呼吸作用和群体生长率,从插秧后 3 周到抽穗后 2 周,每隔 2 周测定一次。如图 1b 所示,测定的呼吸作用值集中在总光合作用的 40% 左右,它相当于 60% 的生长效率(田中和山口, 1968)。与田中和山口的结果不同,我们发现幼穗分化后生长效率并未降低。因此,在实验范围内,水稻群体的呼吸作用与光合作用成简单相关。既然群体生长率是总光合作用同呼吸作用之差,既然两者与叶面积指数的关系相类似,可见不存在最适叶面积指数值,至少是不存在明显的最适叶面积指数值。

许多论文指出,水稻冠层的净光合作用甚至在叶面积指数值高时也不下降(田中和川野, 1966; 田中等, 1966)。叶面积指数大的有害影响可能来自倒伏、披叶加重、发生病虫害,所有这些使光合作用降低。

### 3. 谷粒数、吸氮量和叶面积指数

水稻的潜在产量即产量潜力可表示为：产量潜力=每平方米穗数×每穗粒数×粒重。水稻谷粒的最大粒重受一个稳定的品种特征——谷壳大小的天然限制(松岛,1957)。在普通的种植密度和高于此种密度时，每平方米穗数与每穗粒数(实粒与瘪粒之和)是成负相关的。在国际水稻研究所，直播稻每平方米大约长 600 个穗，移栽稻每平方米大约长 300 个穗。但两种稻的每平方米谷粒数却相同[Yoshida (吉田)和 Parao,1971]。每平方米谷粒数决定该品种的增产潜力。每平方米谷粒数不能简单地通过增穗来改变，因为穗数与每穗粒数之间存在着负相关。

如图 2 所示，每平方米谷粒数与至抽穗时的吸氮量之间有密切的相关。每平方米谷粒数随着水稻群体至抽穗时的吸氮总量增加而增多。氮素利用于生产谷粒的效率，日本北部高于日本南部和菲律宾。日本南部种植的水稻植株含氮量较低，且在高温下通过其幼穗分化期(石塚和田中,1969)。这意味着，要保证有同样的产量能力，日本南部和菲律宾的水稻群体植株密度必须比日本北部高。但群体密度提高，在那些气候温暖的地区，势必造成更为严重的倒伏问题。

在上述比较中，粒重(糙米)各地大致相同，千粒重均为 22—23 克。因而粒数能够代表增产潜力。

抽穗时叶面积指数与吸氮量密切相关，因而也与每平方米谷粒数密切相关(图 2)。所以，吸氮量、叶面积指数和每平方米谷粒数是互相密切相关的。

稻谷产量首先决定于产量潜力，然后决定于成熟的即饱满的谷粒百分率。在日本，成熟谷粒百分率有随每平方米谷粒数增加而降低的趋势(松岛,1957;和田,1969)。因此，在某种情况下可能存在着对最高谷粒产量的最适谷粒数(和田,1969)。

但是，我们在菲律宾洛斯巴诺斯的实验中，不管粒数和季节如何，饱满谷粒百分率同谷粒重几乎是一致的(图 3)。结果是，谷粒产量与谷粒数成正相关。在洛斯巴诺斯有旱季和雨季两个季节。在同一季节内，温度和投射的太阳辐射量都有某种程度的年变化(国际水稻研究所,1967a, 1967b, 1968, 1970, 1971)。虽然两个季节的稻谷产量都是相当稳定的，但旱季产量总是高于雨季。如图 4 所示，稻谷产量与抽穗时叶面积指数密切相关。很清楚，两季产量的差异只有在叶面积指数高时才

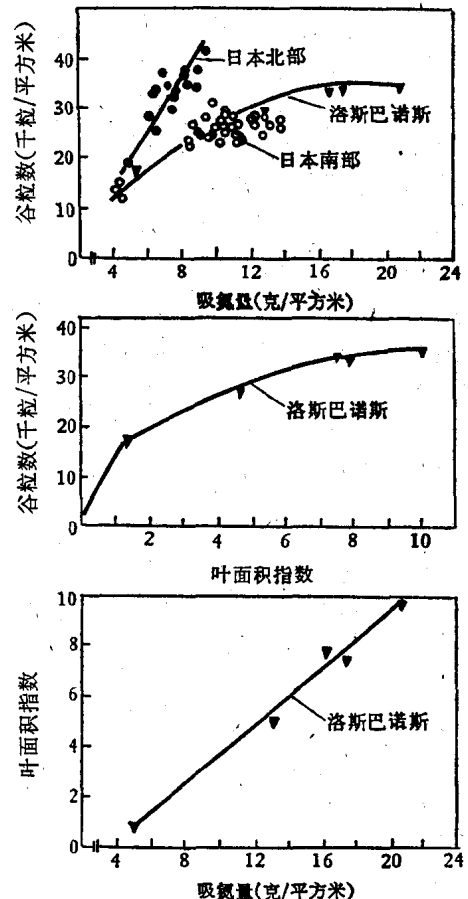


图 2 谷粒数与至抽穗时吸氮量和抽穗时叶面积指数之间的关系(日本资料引自村山,1967)

明显。

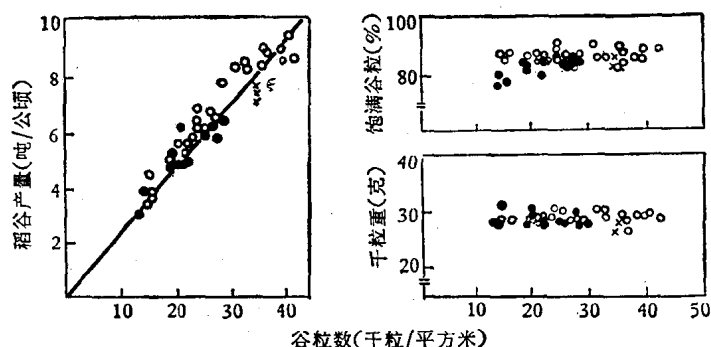


图3 每平方米总粒数与稻谷产量、饱满谷粒百分率和谷粒重之间的关系 (品种: IR8; ○.旱季; ●.雨季; ×.直播)

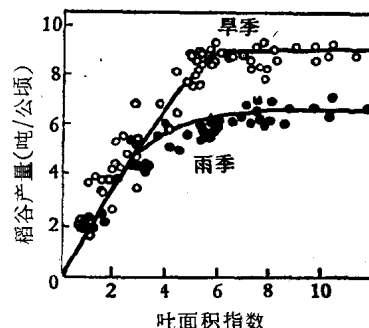


图4 旱季、雨季稻谷产量与抽穗时叶面积指数的关系 (1966—1971, 品种: IR8)

#### 4. 与高产潜力有关的品种性状

表1 归纳了与水稻品种高产潜力可能有关的品种性状。大多数是1964年的座谈会上讨论过的(国际水稻研究所, 1965)。我们这里只讨论三个主要性状: 茎秆短而硬、叶子直立、分蘖力强。

表1 水稻品种的形态特征与高产潜力的关系

| 植株部位 | 优良性状        | 对光合作用和稻谷产量的影响                      |
|------|-------------|------------------------------------|
| 叶    | 厚           | 与较直立的习性有关。<br>单位叶面积光合率较高。          |
|      | 短而小         | 与较直立的习性有关。<br>冠层中叶子分布均匀。           |
|      | 直立          | 阳光照到的叶面积增加,<br>因而使入射光分布较均匀。        |
| 茎    | 短而硬         | 防止倒伏。                              |
| 分蘖   | 直立(密集)      | 有较多的人射光透入冠层。                       |
|      | 分蘖力强        | 适应于大的行株距; 能补偿缺株;<br>可使叶面积发展较快(移栽稻) |
| 穗    | 在高氮肥水平下结实率高 | 可施用较多氮素                            |
|      | 谷草比高(收获指数高) | 与高产相联系                             |

##### 4.1 茎秆短而硬

茎秆短而硬使稻株较抗倒伏。在与倒伏有关的植物性状中, 株高是最重要的。增强改良品种的抗倒伏性, 看来是对高产最可靠的唯一的性状 (Chandler, 1969a)。表2 提供

的例子是高秆易倒的品种佩塔有、无机械支撑与 IR8 比较的产量表现。单是机械支撑就使佩塔的稻谷产量在雨季增加 60%，在旱季增加 88%。

表 2 IR8 和彼泰在旱、雨季产量表现一例

| 品 种      | 产 量 (吨/公顷)        |                   |           |
|----------|-------------------|-------------------|-----------|
|          | 雨 季 <sup>1)</sup> | 旱 季 <sup>2)</sup> | 平 均       |
| 佩塔, 无支撑  | 2.83(100)         | 3.97(100)         | 3.40(100) |
| 佩塔, 有支撑  | 4.52(160)         | 7.46(188)         | 5.99(176) |
| IR8, 无支撑 | 6.10(216)         | 9.10(229)         | 7.60(224) |

1) 1966, 株行距 30×30 厘米, 每公顷施氮 100 公斤;

2) 1968, 株行距 20×20 厘米, 每公顷施氮 120 公斤。

抗倒伏性的重要意义是早就认识到了的, 但是直到最近几年, 才把半矮生性基因有效地引入热带水稻品种内。新近在日本南部推广的高产品种“丰沃”及其姊妹品种, 主要特点就是抗倒伏性增强 [Shigemura(繁村), 1966]。

## 4.2 叶 子 直 立

以往已经证明, 直立叶与高产潜力之间有密切的关系。可是, 根据植物群落的光利用情况真正了解直立叶的物理学意义是最近的事 [Monzi 和 Saeki (门司和佐伯), 1953; Duncan 等, 1967; Loomis 和 Williams, 1969; Monteith, 1969]。正如凭观察的证据所表明的那样, 叶子直立是一个重要的品种性状。田中等(1969)证明, 光强度增强时, 水稻直立叶冠层光合作用提高的速度比披垂叶冠层快 (图 5)。直立叶的功效在强光中比在弱光中更为显著。

当太阳角度高和叶面积指数大时, 直立叶冠层阳光照到的叶面, 比披垂叶冠层为大, 但依据余弦定律, 直立叶冠层单位叶面受光强度较弱。单叶的光合作用随光强度的增强呈曲线地提高, 所以光强度弱时的光合作用效率高于光强度强时。由于每日大部分的光合作用发生在太阳角度高的时候, 因而直立叶冠层的每日光合作用速度必定比披垂叶冠层高。

松岛等 (Matsushima 等, 1964) 和矶部 (Isobe, 1969) 比较详细地考察了叶子的角度, 从不同的推论得出同样的结论, 认为以上部叶子直立而到冠层下部叶子逐渐变成较为平披似乎最为理想。

在水稻成熟期间, 是上部三片叶子将其同化产物输往谷粒 (田中, 1958)。我们在一次测定中, IR8 抽穗时冠层叶面积指数是 5.5, 其叶面积的分布为: 剑叶面积占总叶面积的 19%; 第二叶面积占 28%; 第三叶面积占 27%。因此, 占总叶面积的 74% 直接对稻谷产量作出贡献。所以能增大阳光照射面的直立叶, 对增产一定是很重要的。

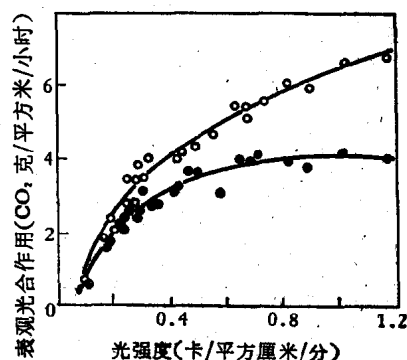


图 5 直立叶和披垂叶水稻群体间光-光合作用曲线的差异 (田中等, 1969)

### 4.3 分蘖力强

以前认为分蘖力中等,对于高产品种较为理想(Beachell 和 Jennings, 1965)。水稻品种的低产与早期阶段生长速度快和叶面积指数过高、超过最适叶面积指数有关,而这一点又与分蘖力强有密切关系[武田和玖村, 1959; 角田, 1964; 田中等, 1964; Tanaka (田中) 和 Vergara, 1967]。可是,正如已经讨论过的那样,叶面积指数值高本身并无害处,除非作物倒伏或拔叶过度。移栽的水稻由于株行距大,叶面积发展有限会减低稻谷产量。在这种情况下,分蘖多而早的品种肯定是有好处的(国际水稻研究所, 1966; Yoshida 和 Parao, 1971)。Hayashi (林, 1968, 1969)发现日本最近的高产品种都是秆矮、叶直立、分蘖力强的。这些品种倾向于发展较大的叶面积指数值而叶片较薄。而且,分蘖力强使植株有较大能力补偿可能因发芽差和病虫害而造成的缺株。所以分蘖力强有多方面的好处。

### 4.4 高产品种形态特征的变化

在日本北海道,田中等(1968)研究了最近五十年来水稻推广品种形态特征的变化。这一研究表明,选择较好的品种导致茎秆较矮,分蘖力较强,叶子较为直立。日本南部的水稻品种也观察到有同样的趋势(伊藤和林, 1969)。过去,氮素用量增加必然使育种者这样选择(Athwal, 1971)。可是这样选择的结果却与移栽水稻高产生理方面的现代知识非常符合。

## 5. 稻谷产量的限制因子

影响水稻生长的任何因子都能在某种条件下限制稻谷产量。在气候因子中太阳辐射受到相当的重视,因为它是光合作用的能源。水稻产量与开花前 10—15 天至收获这段时期的太阳辐射存在相关(村田, 1964; De Datta 和 Zarate, 1970),与灌浆成熟期的太阳辐射相关[Moomaw、Baldazo 和 Lucas, 1967; Munakata、Kawasaki 和 Kariya (栋方、川崎和刈谷), 1968]。这一发现提示我们,稻谷产量与这段时期的光合作用量有关。在自然条件下,要把太阳辐射与温度的效应相区分是不容易的。遮荫实验已证明太阳辐射对产量的直接效果(Stansel 等, 1965; 栋方等, 1968)。栋方等(1968)已证明,产量与太阳辐射量的关系可以用渐近曲线来表示。在 500 卡/平方厘米/天以内,似乎不存在饱和点。太阳辐射与稻谷产量之间的密切关系,告诉人们何时种植水稻能够获得最高产量。

产量构成的分析提示,改进谷粒灌浆是提高稻谷产量的一个途径。在日本,结实率常常造成低产。结实率有时低到 50% (村田, 1969)。在这种情况下,谷粒的灌浆有决定稻谷产量的趋势。即使在有利的情况下,结实率范围也只大致是 75—90% (村山, 1971),这意味着通过改进谷粒灌浆只能增加稻谷产量 10—25%。

结实率低有好几个原因。在氮素水平高的田间条件下,倒伏似应包括在内。成熟过程也可能受同化产物的供应、运输和谷粒接受同化产物能力等的影响。这些因素无论哪

一种都会控制成熟过程。最近, Nakayama (中山, 1969)证明,谷粒的衰老始于小枝梗的输导组织,这暗示着运输可能限制谷粒的充实。

大气中的  $\text{CO}_2$  浓度似也限制着稻谷产量。高于 300ppm 的浓度使光合作用(山田等, 1955)和稻谷产量(J. J. Riley 和 C. N. Hodges, 未发表)增加。作物生理学者必须确定,到底是产量潜力,还是成熟期间由光合作用所决定的谷粒灌浆限制着稻谷产量。

我们研究了抽穗前后增加  $\text{CO}_2$  对稻谷产量的影响。田间按 9 株稻一组,罩以顶部开口的塑料箱。箱中白天用煤气瓶加入  $\text{CO}_2$ , 使  $\text{CO}_2$  浓度提高到 900ppm 左右。结果,抽穗前增加  $\text{CO}_2$ , 稻谷产量比对照提高 29%; 抽穗后增加  $\text{CO}_2$  提高 21% (表 3)。抽穗前增加  $\text{CO}_2$  产量提高是由于粒数和粒重增加。抽穗后增加  $\text{CO}_2$  并不改变粒数,只是增加粒重和提高饱满谷粒的百分率。抽穗前增加  $\text{CO}_2$  的稻株,在抽穗后环境条件与对照相同,但其群体生长率较高。

表 3 抽穗前、后增加  $\text{CO}_2$  对 IR8 的生长和稻谷产量的影响 (1971 年旱季)

| 处 理                              | 产 量<br>(吨/公顷) | 叶鞘和茎秆<br>中的糖和淀粉<br>(%) <sup>3)</sup> | 群体生长率 <sup>4)</sup><br>(克/平方米/周) |      | 谷 粒                  |          |                      |
|----------------------------------|---------------|--------------------------------------|----------------------------------|------|----------------------|----------|----------------------|
|                                  |               |                                      | 抽穗前                              | 抽穗后  | 重 <sup>1)</sup> (毫克) | 数(千/平方米) | 结实 <sup>2)</sup> (%) |
| 对 照                              | 9.0           | 22                                   | 173a                             | 99b  | 23.1                 | 46       | 74b                  |
| 抽穗前增 $\text{CO}_2$ <sup>1)</sup> | 11.6          | 30                                   | 224b                             | 157a | 25.9                 | 51       | 77b                  |
| 抽穗后增 $\text{CO}_2$ <sup>2)</sup> | 10.9          | 22                                   | 173a                             | 157a | 25.1                 | 45       | 86a                  |
| 最小显著差值<br>(5%)                   | 0.8           | —                                    | —                                | —    | 0.6                  | 4        | —                    |

注: 1) 30 天; 2) 28 天; 3) 折成葡萄糖; 4) 任何平均数后有同一字母者均未达到 5% 显著差异水平;  
5) 75°C 中干燥 3 天。

在该试验中,于抽穗前增加  $\text{CO}_2$  的浓度来增强光合作用,从而提高了产量潜力,这种产量潜力以后又使抽穗后光合作用增强,稻谷产量提高。这可以看作贮藏库与供给源相互之间的反馈作用的一个例子。

如果产量潜力可以通过一些方法加以提高的话,那末在洛斯巴诺斯的旱季中,限制稻谷产量的就显然既不是植物的光合作用能力,也不是光照或者是抽穗后的  $\text{CO}_2$  浓度。因此,要进一步增加产量,必须寻找提高产量潜力的一些途径。

一种可能性是,正如增加  $\text{CO}_2$  浓度的试验所提示的那样,增加穗形成期的光合作用量。要增加光合作用量,可以提高光合作用效率,也可以延长穗生长期。已经发现一些品种在光合作用效率上的差异(村田, 1957; 长田, 1967; Chandler, 1969b)。在正常的栽培条件下,从幼穗分化到抽穗这一段时期上的差异是比较小的(秋本和户荻, 1939; 松岛, 1957; 松岛和真中, 1959; 田中等, 1964; 石塚和田中, 1969; Vergara, Chang 和 Lilis, 1969)。但生育期与幼穗分化至抽穗这一段时期的长短成正相关。因此,早熟的水稻穗生长期较短(秋本和户荻, 1939)。由于生育期长一般是不利的,这样就产生了一个问题: 能否延长穗生长期而不延长全生育期?

同化产物用于长穗和长叶的分配大概受某种激素控制。有较多的同化产物分配于长

穗可以产生较大的穗。大部分的水稻改良品种，其剑叶比第二或第三叶为小。这可能是剑叶与正在发育的穗竞争的结果。了解同化产物分配的机理并寻找控制它的方法，这方面的尝试很值得注意。

[厉葆初译自 Rice Breeding, 1972, 455—465]

# 高产水稻的营养特性

村 山 登

近几年来,日本水稻单产增加较快。数年前,糙米亩产尚停滞在 533 斤的水平上,现在已达到 600 斤的水平。全国平均单产的增加,在很大程度上有赖于以前所达到的技术的普及,而并非由于发明什么特别的新技术所致。普及的技术必须是容易实行而且确实增产而稳定的。从这个意义上,看来有充分的理由认为,提出耐肥品种和改进施肥技术,是近代技术中的中心课题。

最近施肥技术的特点,在于通过施肥积极地调节水稻的生长发育,将田间的水稻群体培育成能获得高产的结构,而且能充分发挥其机能。这种通过施肥调节水稻生长发育,只有通过控制水稻体的营养状态才有可能。因此,阐明高产水稻的营养特性,对于发展稳产高产技术是不可缺少的。

## 1. 高产水稻的无机营养特性

自 1966 年以来的四年期间,日本农林省农业研究所及各地农业试验场的联络特别研究“提高水稻产量界限”课题,在各地都更新了以前的高产记录,获得相对的高产成绩。通过这一研究,高产水稻的营养状态比以往更加明确,地区性的特征也清楚了。

总的趋势是,高产水稻具有较高的氮素浓度[含氮率]。收获时茎叶部的氮素浓度,以前的平均数值为 0.5—0.6%。而高产水稻为 0.7—0.9%,超过 1% 的时候也不少。高产水稻从抽穗到齐穗期也具有高浓度氮素,北海道在 1.5% 左右,九州是 1.2—1.3%,叶片的氮素浓度也与此相对应。其他各地大致也以这个范围的数值为高产水稻的必要条件(表 1)。

成熟期间的净同化量与产量有密切关系,叶片氮素浓度与光合作用能力之间具有高度相关,这是众所周知的事实。所以高产水稻在成熟期间,维持较高氮素浓度,确保有较多的活叶以进行活跃的光合作用,当然是有必要的。这种水稻在成熟期间吸收氮素也是显著的。亩产 1,066 斤以上的水稻,收获时必须吸收 10 公斤左右氮素,其中 20—30% 是在抽穗以后吸收的。以前一般的概念是,氮素必需的时期到抽穗前后为止,抽穗后,吸收氮素是有害无益的。从这点来看,显然是一个很大的变化。认为氮素在抽穗以后已属不必要的生理根据是,氮素是稻株内容易移动的营养,谷粒充实所必需的氮素,从茎、叶、根部转运即能充分供应。但是,氮素从茎、叶、根部转移,必然使叶的同化能力及根的营养水分吸收作用减退。因此,不仅氮素,如磷、镁这种易移动的营养,在成熟期间,从土壤中补给都是有必要的。不用说,如硅这种不易移动的营养,在成熟期间继续积累于茎、叶部分的,抽穗后的吸收是有必要的。钾是转移到谷粒中比较少的养分,在成熟期中显著地累积于秆部。钾也是鲜叶中浓度较高的养分。因此,高产水稻收获时钾的浓度较高,吸收量也多。

表1 高产水稻预期的营养状态 (根据《提高产量界限研究》)

| 养分浓度      |     | 生育期              | 地区与产量目标 (糙米斤/亩) |           |          |           |           |                  |         |          |       |
|-----------|-----|------------------|-----------------|-----------|----------|-----------|-----------|------------------|---------|----------|-------|
|           |     |                  | 北海道             | 东 北       | 北 陆      | 东 山       | 关 东       | 东近 <sup>1)</sup> | 中 国     | 九 州      |       |
|           |     |                  | 933—1066        | 1133—1200 | 933—1066 | 1066—1200 | 1000—1066 | 933              | 1000    | 1000     |       |
| 氮素浓度      | 茎叶部 | 幼形 <sup>2)</sup> | 2.5             | 2.0       | 2.0—3.1  | 2.0—2.4   | 2.2       | 1.6              | 1.5—1.7 | 1.6—1.7  |       |
|           |     | 抽穗               | 1.3—1.6         | 1.5       | 1.2—2.0  | 1.1—1.3   | 1.1       | 1.3              | 1.2—1.3 | 1.2—1.3  |       |
|           |     | 成熟               | 0.7—0.9         | 0.6—0.7   | 0.7—0.9  | 0.8—1.0   | 0.9       | 0.8              | 0.9—1.1 | 0.8      |       |
|           | 叶片部 | 幼形               | 3.9             | 3.0       | 2.7—4.0  |           | 2.9       | 2.5              | 2.3—2.5 | 2.8—3.0  |       |
|           |     | 抽穗               | 3.0—3.3         | 2.2—2.5   | 2.4—3.3  |           | 2.3       | 2.7              | 2.2—2.4 | 2.5—2.6  |       |
|           |     | 成熟               | 1.0—1.2         | 1.6       | 1.2—1.3  |           | 1.2       | 1.9              | 1.0—1.2 | 1.25—1.3 |       |
|           | 穗   | 成熟               | 1.1—1.3         |           | 1.1—1.3  |           |           | 1.5              | 1.1—1.2 | 1.1—1.2  |       |
|           |     | 氮素吸收率(%)         | 幼形              | 40—50     | 35       | 40—50     | 50—60     | 65               | 50      | 40—50    | 60    |
|           |     |                  | 抽穗              | 80—85     | 75       | 70—80     | 70—75     | 80               | 80      | 70—80    | 80—85 |
| 成熟        | 100 |                  | 100             | 100       | 100      | 100       | 100       | 100              | 100     |          |       |
| 茎叶部磷浓度(%) | 幼形  | 0.9—1.0          | 0.7—0.8         | 0.70—0.84 | 0.8—0.9  | 0.6       | 0.9       | 0.6—0.7          | 0.62    |          |       |
|           | 抽穗  | 0.8              | 0.6             | 0.67—0.76 | 0.6      | 0.6       | 0.7       | 0.5              | 0.48    |          |       |
|           | 成熟  | 0.25—0.3         | 0.25—0.3        | 0.22—0.28 | 0.3      | 0.3       | 0.3       | 0.2              | 0.22    |          |       |
| 茎叶部硅浓度(%) | 成熟  | 12—15            | 14—15           | 9.6—11.5  | 11       | 18        | 11        | 13—15            | 16      |          |       |

1) 东近: 为东海近畿简称; 2) 幼形: 为幼穗形成期略称——译者

以上事实表明, 高产水稻营养特性之一, 是成熟期间以氮素为主的各种养分, 相对地有较高的浓度, 以及在此期间, 从土壤中吸收养分, 较为显著。

在水稻的生育过程中, 最高分蘖期至幼穗形成期, 是营养上一个转机。最高分蘖期与幼穗形成期的相互关系, 因品种的特性、栽培条件及地区条件而异, 要严格地确定这一时期是困难的。但是, 由土壤供给丰富养分, 从体内优先进行蛋白质代谢, 旺盛地产生新分蘖的时期, 至养分供给减退, 碳水化合物代谢逐渐超过蛋白质代谢的时期, 确实是体内营养上的一个转机。一般地说, 这一时期可以用茎叶氮素浓度下降来说明。这一时期一般与抽穗 35 日前, 穗轴分化期至 25 日前幼穗形成期相对照, 也是与颖花分化、下部节间或上部叶片伸长有密切关系的时期。颖花的增加, 关系着产量的上限, 下部节间或上部叶片的伸长, 具有倒伏、成熟不良等减低产量因素的危险性。因此, 这一时期维持何种营养状态, 在高产技术上是极重要的。

就以前的结果, 即普通水稻来看, 以幼穗形成期茎叶氮素浓度为标准, 寒冷地区较高, 温暖地区逐渐降低, 其范围在 3.0—1.0%。但据最近的结果, 此时期高产水稻的茎叶氮素浓度, 估计在 3.0—1.5% 范围内。虽然趋势仍是北高南低, 但与以往的一般概念比较, 南北的差异显著缩小, 暖地的预期数值很快接近寒冷地的数值。这种趋势本来在获得高产, 确保颖花首先是有必要的, 因而说明了保持此时期的良好营养状态是很重要的。但是由于前述减产因素发生作用的缘故, 为安全计, 有必要降低此时期的氮素浓度, 结果把一般水稻的数值认为具有普遍性。而近年来高产品种的出现及栽培技术的进步, 避过倒伏和成熟不良的减产因素, 使此时期维持更高的氮素浓度有了可能。

稳产高产的要点之一是, 经过上述时期之后, 提高光合作用能力, 维持根部活力。从

这一点来看,保持水稻的良好营养状态,也是高产的重要条件。穗肥时期与以前的生育形相有关,是可变的,而穗肥数量显著增加,能使此时期的营养状态改善,但用量小,影响也较小。最近的穗肥比以往增加,更高、更长期地维持着幼穗形成期后的氮素浓度,因而与前述抽穗期高氮素浓度结合在一起,成为高产水稻营养特性之一。

氮素对于构成和决定高产条件,是最重要的因素,因此营养特性的议论以氮素为中心是自然的事情。当然,单是氮素不能决定一切。与其他养分的平衡,所有必要养分数量的保证等等,在考虑高产营养问题时,也是不能忘记的问题。氮与钾的相互关系,对茎秆的抗折性以及抗青枯现象的影响,反映根部健康与否或土壤水分状态的锰铁比率,以及伴随着高产,达到庞大数量的硅酸等,尤有注意的必要。

## 2. 生产系统与营养

如将水稻的产量形成看作碳水化合物的生产及其向谷粒的累积,则以叶为中心的碳水化合物的生产系统,与以受容生产品糙米的稻谷为中心的受容系统的相互关系,还有此两系统之间碳水化合物的动态,均为需要研究的问题。特别是,愈是以高产为目标,控制此两系统的相互关系及其本身的营养状态愈是重要。

### 2.1 叶系的构成

获得高产所必要的单位面积叶面积指数(LAI),估计最高在5—9左右(表2)。此数值北部小,南部大。但如下面所述,这主要决定于与受容系统的关系。单位面积上的叶面积,或以叶重表示的叶量,与氮素吸收量之间有密切的关系。为使叶量增加,有必要增加氮素吸收量,一般通过增施基肥,或在营养生长期多施氮素是可能达到的。但是叶量越增大,群体内光线透入越受到限制,不利于光合作用。特别是各叶片又长又大失去直立性

表2 高产水稻预期的产量有关因素 (根据《提高产量界限研究》)

| 有关产量因素           |        | 地区和产量目标(糙米斤/亩) |           |           |           |           |           |           |           |
|------------------|--------|----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
|                  |        | 北海道            | 东 北       | 北 陆       | 东 山       | 关 东       | 东 近       | 中 国       | 九 州       |
|                  |        | 933—1066       | 1133—1200 | 933—1066  | 1066—1200 | 1000—1066 | 933       | 1000      | 933—1000  |
| 抽穗期叶面积           |        | 4—5            | 5.5—6     | 5.5—6.5   | 7.1       | 9.5       | 7         | 7—9       | 6.5—7.5   |
| 上部3叶片总长<br>(厘米)  |        | 86             | 100       | 105       | —         | 剑叶 25     | 100       | 100       | 133       |
| 抽穗期地上部重<br>(斤/亩) |        | 1066           | 1866—2000 | 1066—1333 | 2133      | 1600      | 1466      | 1466—1600 | 1480—1613 |
| 收 获 期            | 穗 数    | 333            | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
|                  | 颖花数(万) | —              | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
|                  | 结实率(%) | 89—90          | 85 以上     | 80—90     | 75        | 80        | 80—85     | 80—85     | 80—85     |
|                  | 千粒重(克) | 21.5—23.0      | 22—24     | 21—22     | 22.2      | 22        | 22        | 22—23     | 22—23     |
|                  | 总 重    | 2133—2266      | 2666—3066 | 2000—2266 | 2933      | 2600      | 2266—2400 | 2400—2666 | 2480—2693 |
|                  | 谷 草 比  | 1.2—1.3        | 1.1—1.3   | 1.2—1.4   | 0.97      | 0.85      | 0.9       | 0.95—1.0  | 1.0       |
| 秆长(厘米)           |        | 72—74          | 80—90     | 80—90     | 87        | 96        | 85        | 75        | 83—90     |

时,此种趋势更明显。强调叶的直立性,作为高产品种的特征,其理由即在于此。各叶的长度又取决于该叶伸长时的营养条件,特别取决于氮素起作用的方式。因此为增加叶面积使氮素发生作用后,叶的下垂趋向就增强。短叶对于保持其直立性是有效的,对确保叶面积则不利。尤其是在抽穗时达到最高叶面积的群体中,上部数叶的叶面积与直立性是一个有待研究的问题。高产的必要条件是确保充分的叶面积而且不失去其直立性。特别是上部叶片的同化产物对产量的贡献大,不能轻视其叶面积的重要性。

许多高产水稻已确保这种条件,上部数叶长度、面积在不失去直立性的范围内,反而有较大的倾向。但是继续保持直立性而又增大叶面积的营养条件尚未清楚。不仅是氮素条件,而且也有必要考虑、探索与其他养分的平衡,与碳水化合物营养的关系。看来,目前一般所采用的方法,是防止单靠营养生长期多施氮素,来确保单位面积上的叶面积,而通过如前项所述的那样,调节与上部叶片伸长有密切关系的幼穗形成期前的营养状态,使上部叶的直立性与确保叶面积两者协调起来。

## 2.2 叶系的功能

如前所述,一般叶片光合作用能力与氮素浓度之间有高度相关。因此,为了提高叶系的生产能力,使其氮素浓度上升是有必要的。但是叶系的形成过程中,氮素对扩大叶面积及增加下垂性也发生作用,不能单单提高光合作用功能。然而在形态上已经完成的叶中,单使氮素浓度上升是有可能的。因此,从全部叶系已完成的抽穗前7日开始,为求不影响叶系的构成,单增加光合作用功能而增加氮素浓度也是可能的。

如前所述,高产水稻成熟期间氮素浓度之所以高,就是为了保证增大叶系机能。近年来,施肥的倾向强调后期重点施肥,而且在北海道,剑叶期追肥及内地抽穗前后的追肥受到了注意,其根源,即在于增大此叶系的机能。它一般能确实地使净同化生产量增加。但是有时不一定与增加生产量直接相联系,其原因与其说是叶系机能问题,倒不如说在于受容系统的状态或者与生产系的相互关系上。

如北海道及东北的水稻,单位叶量对谷粒数愈多,愈使谷粒充实,因而单位叶量生产的同化产物数量也愈增多。同样高产的水稻,东北寒冷地区的水稻所要求的成熟期间,叶片氮素浓度比西南暖地较高,其原因即由于抽穗时生产系统和受容系统相对关系的差异所致。

## 2.3 茎系、根系与营养

茎和根并非直接的碳水化合物生产系统,但支持它并供给养分等,是生产系统不可缺少的系统。

高产对茎的第一点要求,是矮秆、强硬、抗倒伏力强。因此,特别要求其下部节间短而强健。高产水稻上部节间一般反而较长。它与各叶片的伸长一样,与该节位伸长的营养条件有密切关系。幼穗形成期前后营养状态成为一个问题的理由之一,是因为此时期的营养状态控制着下部节间的伸长。为使下部节间短些,可降低氮素肥效,但如前面所提到的,它决定于与确保谷粒数平衡的适当状态。节间的伸长不仅与伸长时土壤中补给营养

有关,与该时稻株的营养状态也有关系。因此需要注意:在高氮素浓度下,到达节间伸长期时,即使限制土壤供给氮素,也会变成徒长的。看来,抑制基肥或营养生长期氮素用量的倾向,是与此种下部节间的伸长特性相对应的。

茎中又具有通导组织,维管束系的多少与其强度亦有关系。它还与物质从生产系统向受容系统移动有关系。因此它与高产水稻的实态与营养条件的关系需要探讨,目前尚未十分明了。

根系的重要性当无需赘述。营养不足能使根的氧化力衰退,成为根部损伤、根腐的诱因。据最近探讨,氮素不足最易使其氧化力减退,钾的不足则次之。保持根的适当营养状态至生育后期,是维持根部活力的必要条件。但是一般氮素营养条件越是良好,地上部与地下部干物比率越大。这种水稻必定保持相对少的根系与更大的茎叶部。良好的营养条件能增进根系功能,据推断,这种水稻的体制是可能的。但最近的研究中指出,在高温多日照的条件下,根量相对地小,有可能成为限制叶片干物质生产速度的因素。一般地说,进行根系、根量的调查却伴随着很大的困难,且不易获得正确的数据。因此,对各种水稻地上部与地下部的比率数值测定较少。对高产水稻也未进行过特别的调查。除了根系障碍对叶的光合作用能力有很大影响的报告以外,根系量和质对生产系统能力的影响与营养条件的关系是需要探讨的课题。

### 3. 受容系统与营养

稻作的最终受容系统是稻谷,生产系统同化的产物运转到稻谷中,形成糙米才达到稻作的目的。已经明确,累积于稻谷中的大部分同化产物,是成熟期间同化的。但也已证实,抽穗以前,所同化的部分碳水化合物,累积于茎部,在成熟期间,再运转到稻谷中,成为糙米的构成一部分。从这点来看,以秆为主体的茎部也可以说是受容系统。

#### 3.1 谷粒的构成

决定产量的上限是单位面积的总谷粒容量(正确地说,可称为总颖花数的糙米可能受容总量)。谷粒容量为谷粒数乘千粒重的容量比求得。总谷粒数与抽穗时的氮素吸收量有密切的正相关,此关系却有地区之间的差异。一般的趋势是,东北寒冷地区的水稻,一定氮素量确保的谷粒数较多,西南温暖地区的水稻则同样氮素量形成的谷粒数较少,而且随着氮素吸收量的增加,增加谷粒数有达到顶点的趋势。另一方面,氮素吸收量与叶量之间也有密切关系,为使谷粒数增加,必然伴随着叶量的增加。换句话说,为了高产而增加必要的谷粒数,增加叶量是不可避免的,过分繁茂引起产量下降的危险性亦增大。而且,西南温暖地区的水稻,叶量增加带来的谷粒数增加比例,乃是逐渐下降的。所以愈是以高产为目标的增加谷粒数,过度繁茂的危险愈是迅速增大,这是西南温暖地区高产的困难原因之一。

东北寒冷地区的水稻,获得一定高产而确保所需谷粒所必要的氮素量,叶量会相对地较少。故以高产为目标时,过度繁茂的危险亦较小。这是目前所达到的相对技术水平问题,而并非意味着东北寒冷地区就是一个自然的高产地区。

为避免叶量增加所引起的过繁茂危险性,已如前所述,当然有改进叶系的结构必