

水稻的生理



上海人民出版社

水稻的生理

[日] 马场赳 著

吴尧鹏译 申宗坦校

上海人民出版社

作物大系第一编 稻

II 水稻の生理

马场超 著

养贤堂・1962

水稻的生理

吴尧鹏译 申宗坦校

上海人民出版社出版

(上海绍兴路5号)

总发行所上海发行所发行 上海市印刷六厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 4 字数 82,000

1976年1月第1版 1976年1月第1次印刷

统一书号: 16171·175 定价: 0.24 元

毛主席语录

自力更生为主，争取外援为辅，破除迷信，独立自主地干工业、干农业，干技术革命和文化革命，打倒奴隶思想，埋葬教条主义，认真学习外国的好经验，也一定研究外国的坏经验——引以为戒，这就是我们的路线。

洋为中用。

译 者 的 话

日本出版的《作物大系》“稻编”，包括《水稻的生长发育》、《水稻的生理》、《水稻的生态》、《水稻的栽培》和《陆稻》等分册。其中前三个分册，内容偏重于水稻的一些基本理论或基础知识。在《水稻的生长发育》中，除了从植物形态学和解剖学的观点说明水稻的根、茎、叶、穗、花和种子各部分的特征和结构外，还从作物生长、发育阶段分析水稻各部分的形成和发展的规律及其相互关系，并提出了不同发育阶段的诊断方法。《水稻的生理》主要是说明水稻的呼吸作用，同化作用，养分的吸收、累积、输送等生理生化过程，同时论及这些基本生理过程与防止水稻秋衰、夺取高产的关系。《水稻的生态》则着重阐述水稻的秧苗生态、栽植密度生态、倒伏生态，以及水稻长势、长相的地区性等。这些对从事水稻栽培、水稻育种等生产和科研工作者可能有一定的参考价值，我们遵照伟大领袖毛主席关于“洋为中用”的教导，将其译出，分册出版。

由于原书编写时间较早，缺少近年来的材料，这是一个缺陷。但书中内容是以基础知识为重点，似尚未失其时效。在翻译过程中，对部分内容曾作了删节。限于译者的水平，书中可能有不妥或错误之处，希望读者批评指正。

目 录

第一章 呼吸作用	1
1. 呼吸作用的意义	1
2. 呼吸作用的途径	2
(1) 葡萄糖酵解过程	2
(2) 克雷布斯(三羧酸)循环	3
3. 稻的呼吸系统	4
(1) 细胞色素氧化酶系统的呼吸	4
(2) 细胞色素氧化酶系统以外的呼吸	7
4. 呼吸与氧化磷酸化反应	9
5. 呼吸支路	10
6. 无氧呼吸	12
7. 水稻的呼吸作用	14
(1) 水稻生长发育过程中呼吸作用的变化	14
(2) 环境条件与水稻的呼吸作用	16
8. 稻体氧化还原电位	18
第二章 同化作用	24
1. 同化作用和呼吸作用的任务	24
2. 同化(光合)作用的途径	25
3. 光合磷酸化反应	27
4. 植物体各部分的同化量	28
5. 外界条件与同化作用	29
(1) 日光与同化作用	29

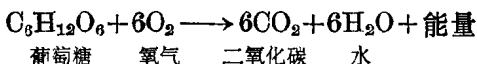
(2) 温度与同化作用	31
(3) 肥料成分与同化作用	32
6. 生长发育过程中同化作用的变化	33
7. 田间同化能力及其组成	36
8. 同化、呼吸的平衡及干物质生产	39
第三章 营养	46
1. 水稻必需的养分	46
(1) 氮	47
(2) 磷	52
(3) 钾	52
(4) 硅	53
(5) 镁	55
(6) 铁和锰	56
2. 养分吸收以及根的其他机能	56
(1) 不同生长发育时期的养分吸收过程及根的形态	56
(2) 根的呼吸与养分吸收	59
3. 外界条件与根的伸长及养分吸收	70
(1) 土壤通气的影响	70
(2) 硫化氢的影响	70
(3) 酪酸、醋酸等有机酸及过剩二价铁的影响	72
(4) 水温的影响	75
(5) 夜间气温、空气湿度和太阳辐射	76
(6) 土壤水分	77
4. 根的氧化力和还原力	77
(1) 根的氧化力	77
(2) 根的还原力	80
5. 无机成分在体内的转移	81
第四章 养分的累积、转移	84

1. 碳水化合物的累积、转移	84
2. 茎叶和种子中淀粉的形成	86
(1) 蔗糖和淀粉的形成	86
(2) 种子中淀粉的形成过程	87
(3) 糖由茎叶向穗的转移	88
3. 成熟	90
(1) 成熟率在产量上的意义	90
(2) 外界条件与成熟	90
第五章 从水稻生理看秋衰	99
1. 水稻秋衰的发生	99
2. 秋衰发生的原因和防止方法	99
(1) 轻度老朽化水田的秋衰	99
(2) 严重老朽化水田的秋衰	102
(3) 湿田的秋衰	103
(4) 暖地的秋衰	104
3. 水稻品种对秋衰的抗性	105
(1) 品种的秋衰抗性和根腐抗性	105
(2) 秋衰抗性品种的营养生理	106
(3) 品种根腐抗性的机制	108
第六章 从水稻生理看增产	112
(1) 促进同化作用, 使同化呼吸之差(净收益)的碳水化合物累积良好	112
(2) 使水稻安全地吸收大量氮素	113
(3) 补给生长发育所必需的养分	114
(4) 维持根的较长活力不使发生根腐	115

第一章 呼吸作用

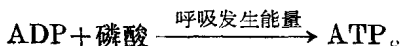
1. 呼吸作用的意义

植物体从体外吸收氧气，通过酶使糖类或其衍生物氧化而释放出能量，并将二氧化碳和水排出体外，这种现象称为呼吸作用。呼吸作用以吸收的氧气数量或排出的二氧化碳数量来表示。以葡萄糖用作呼吸基质(呼吸的材料)时，此时所发生的能量应用于合成作用、同化作用、养分吸收和生长等各种作用中。



呼吸所发生的能量以 ATP 的形式贮藏着。ATP 是三磷酸腺甙 (Adenosine tri-phosphate) 的缩写，从它分离出一个磷酸而变为二磷酸腺甙 (ADP) 时，每克分子约释放出 12,000 卡的能量。当第二次分离出磷酸而变为一磷酸腺甙 (AMP) 时，同样能释放出 12,000 卡能量。当第三次磷酸被分离而成为腺甙时，约释放出 3,000 卡能量。因最初两个磷酸被分离时，要比第三次磷酸被分离时发生较多的能量，故 ATP 和 ADP 为高能量磷酸的结合，将此能量以 $\sim\text{ph}$ 表示之。ATP 失去 1 个 $\sim\text{ph}$ 而变为 ADP。

呼吸作用(有氧呼吸)所发生的能量应用于使 ADP 变为 ATP，结果使呼吸所发生的能量作为 $\sim\text{ph}$ 贮藏在 ATP 中。



此 ATP 是供给需要能量的生理反应的能量贮藏形式,也是能量的载体。归根到底,呼吸作用生成的 ATP 被输送到需要能量的场所,~ph 被分离,而成为 ADP,以此~ph 供给养分吸收、蛋白质合成和淀粉合成等所必需的能量。

2. 呼吸作用的途径

(1) 葡萄糖酵解过程

在呼吸作用中,葡萄糖分解为 H_2O 和 CO_2 的过程,借助于许多酶的作用,经过下面的化学变化进行。呼吸过程可以分为葡萄糖酵解过程和克雷布斯(三羧酸)循环(Krebs cycle)。

如图 1 所示,从葡萄糖到丙酮酸的氧化过程,称为葡萄糖酵解或恩布登-梅叶霍夫(Embden-Meyerhof)的糖酵解过程。

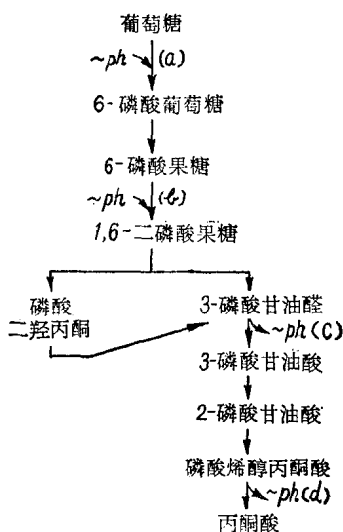


图 1 由葡萄糖到丙酮酸的氧化(酵解过程)

图 1 的 *a* 中,应用 ATP 的~ph,由葡萄糖制成具有高能磷酸的 6-磷酸葡萄糖。*b* 中也同样应用 ATP 的~ph,产生具有 2 个高能磷酸的 1,6-二磷酸果糖。在 *c* 和 *d* 中,产生~ph,ADP 变为 ATP。因为从 1,6-二磷酸果糖(己糖类)产生 2 个磷酸甘油酸(丙糖),因此在 *c*、*d* 情况下,一个葡萄糖共计产生 4 个~ph。但是在

a、*b* 中消耗了 2 个~ph,在整个过程中减去后,产生 2 个~ph,

发生 24,000 卡的能量。

呼吸时,在氧气存在下进行有氧呼吸(好气呼吸),在没有氧气情况下进行无氧呼吸(嫌气呼吸),上述由葡萄糖到丙酮酸的过程,这两种类型的呼吸是共同的。

在无氧呼吸下,上述由葡萄糖到 2 个丙酮酸的过程中,仅产生 2 个 $\sim\text{ph}$ 。可是在有氧呼吸下,如图 1c 所示,3-磷酸甘油醛通过磷酸丙糖脱氢酶的作用而脱氢成为磷酸甘油酸的过程中,磷酸丙糖脱氢酶的辅酶 DPN 接受了脱氢的氢原子和电子,形成还原型的 DPN (即 DPNH_2)*。

此 DPNH_2 在有氧呼吸中,通过细胞色素氧化酶系统,为大气中氧气所氧化而复原为 DPN。在此过程中产生 3 个 $\sim\text{ph}$ 。因此,在有氧呼吸中,由 3-磷酸甘油醛到丙酮酸的整个过程产生 $2 \times 5 \sim\text{ph} - 2 \sim\text{ph}$, 即 8 个 $\sim\text{ph}$ 。

(2) 克雷布斯(三羧酸)循环

在有氧呼吸中,丙酮酸通过以下称为克雷布斯循环[TCA (三羧酸)循环]的过程,分解为二氧化碳和水(图 2)。

如图 2 所示,丙酮酸首先与草酸结合,形成柠檬酸,然后向箭头的方向变化,再恢复为草酸。在此过程中,各种有机酸合计有 10 个氢原子(H)因脱氢酶的作用而被捕获。例如,琥珀酸脱氢酶与琥珀酸发生作用而夺去 2 个氢,而氧化为延胡索酸。就是说,氧化反应是氧与化合物结合的反应,但也是化合物被夺去氢的反应。因此琥珀酸被脱氢而氧化为延胡索酸。在此过程中产生 2 个 $\sim\text{ph}$, 2ADP 变化为 2ATP。

在 1 个丙酮酸的氧化过程中,除琥珀酸脱氢酶之外,异柠檬酸脱氢酶、 α -酮戊二酸脱氢酶、苹果酸脱氢酶等发生作用,共计产生 16 个 $\sim\text{ph}$ 。结果,有氧呼吸中 1 个克分子葡萄糖在

* 参照下项“稻的呼吸系统”(1)细胞色素氧化酶系统的呼吸。

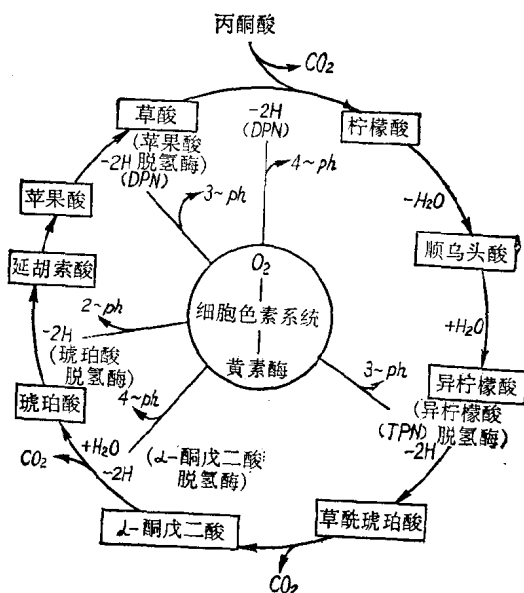


图2 克雷布斯三羧酸循环

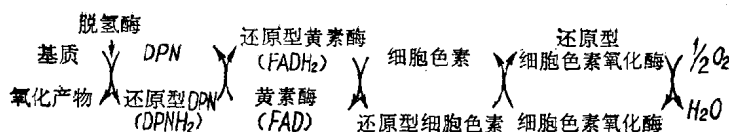
形成2个丙酮酸的过程中产生8个 $\sim ph$ ，从2个丙酮酸分解为6个二氧化碳和6个水的过程中产生32个 $\sim ph$ （据现在资料是30个 $\sim ph$ ），因此从1个克分子葡萄糖共产生40个 $\sim ph$ （现在资料是38个 $\sim ph$ ），即生成无氧呼吸20倍的 $\sim ph$ 能量。

3. 稻的呼吸系统

(1) 细胞色素氧化酶系统的呼吸

图2中实际上产生 $\sim ph$ 者，基质经过如下的氧化过程。

即：脱氢酶的辅酶 DPN（三磷吡啶核甙酸或 CoI，也称为辅酶 I）从基质接受氢和电子而被还原。还原后形成的还原



型 DPN(DPNH₂), 为黄素酶(FAD, 也称为黄素腺嘌呤二核甙酸)* 氧化而复原为 DPN。这样, 黄素酶接受来自 DPNH₂ 的氢和电子而变为还原型黄素酶。

还原型黄素酶供给细胞色素电子而被氧化, 接受电子而产生还原型细胞色素, 再把电子让给细胞色素氧化酶被氧化而成为细胞色素。接受电子而形成还原型的细胞色素氧化酶, 最后为空气中的氧气所氧化而产生水。

结果, 例如基质琥珀酸为琥珀酸脱氢酶**捕获的氢(2H⁺)和电子 (2e), 以下面次序传接下去, 最后接受氧($\frac{1}{2}O_2$)而形成水(H₂O)。

基质 → 脱氢酶 → 黄素酶 → 细胞色素 → 细胞色素氧化酶 → O₂

上面如细胞色素氧化酶这种酶类, 是实际上消费的最后阶段的氧化酶, 称为末端氧化酶。上面呼吸系统称为细胞色素-细胞色素氧化酶系统。

细胞色素为红血朊, 其结构中心含有铁原子, 还原型的细胞色素中, 铁原子为二价 Fe⁺⁺, 它被氧化后就变成三价 Fe⁺⁺⁺, 通过以下的可逆氧化还原过程 $Fe^{++} \rightleftharpoons Fe^{+++} + e$ 而发挥其功能。细胞色素有 a、b、c 三种, c 已为大家所熟知。细胞色素 a、b、c 的次序为 DPN → 黄素酶 → b → c → a → a₃ → O₂。a₃ 为细胞色素氧化酶。

* 也称为黄素朊。

** 琥珀酸脱氢酶没有必要称为辅酶 DPN。

这样,在细胞色素系统的呼吸中,以所发生的能量使无机磷变化为高能量的磷酸基,即变化为 $\sim\text{ph}$, $\sim\text{ph}$ 与ADP结合而制成ATP。此反应称为氧化磷酸化反应。图2在 α -酮戊二酸的氧化中,到细胞色素 b 为止之间产生 $2\text{ATP}(2\sim\text{ph})$,从 b 到 O_2 之间产生 2ATP ,共计产生 4ATP 。

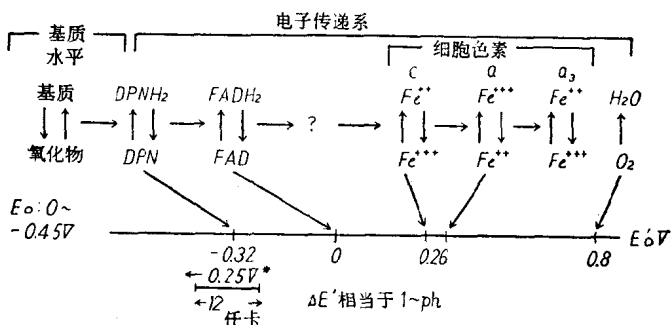


图3 细胞色素、细胞色素氧化酶系统电子传递系

- (注) 1) E'_0 为基质:氧化物或还原型:氧化型在 50:50 时的氧化还原电位。
 2) * 每提高 0.25 伏特电压,发生 12 仟卡能量,形成 $1\sim\text{ph}$ 。
 3) E'_0 : $0\sim-0.45$ 伏特因基质种类不同,以 $0\sim-0.45$ 伏特数值表示之。

归根到底,呼吸是氧化还原的反应,氧化还原电位 E^* 高的循环接受来自氧化还原电位低的循环的电子 e 。即如图3所表明的,基质:基质氧化型的 E'_0 为 $0\sim-0.45$ 伏特(E'_0 为基质:氧化物或还原型:氧化型的比率在 50:50 时的氧化还原电位), DPNH_2 : DPN 的 E'_0 为 -0.32 伏特, FADH_2 : FAD 的 E'_0 为 -0.06 伏特,细胞色素 c 的 E'_0 为 0.26 伏特,最后一对电子向 O_2 的 E'_0 为 0.815 伏特进行传递。而氧化还原电位只要每提高 0.25 伏特,就能释放出 12,000 卡(12 仟卡)(1 个 $\sim\text{ph}$)的能量。

* 参照“稻体氧化还原电位”一项。

TCA 循环和细胞色素氧化酶系统在细胞原生质中存在于称为线粒体的小颗粒中而发生作用。线粒体是能量发生的场所,所以也叫做“细胞的动力工厂”。

(2) 细胞色素氧化酶系统以外的呼吸

一般说来,末端氧化酶除细胞色素氧化酶之外,还有如表 1 的抗坏血酸氧化酶(铁酶),多酚氧化酶(铜酶)。

表 1 以抗坏血酸氧化酶及多酚氧化酶为

末端氧化酶的呼吸系统

- (1) 脱氢酶——DPN——抗坏血酸——抗坏血酸氧化酶——氧
 - (2) 脱氢酶——TPN——谷胱甘肽——抗坏血酸——抗坏血酸氧化酶——氧
 - (3) 脱氢酶——DPN——黄素酶——色素——抗坏血酸氧化酶——氧
 - (4) 脱氢酶——TPN——绿原酸——氧
 - (5) 脱氢酶——DPN——(或 TPN)——抗坏血酸——绿原酸——氧
 - (6) 脱氢酶——TPN——谷胱甘肽——抗坏血酸——绿原酸——氧
- (注) 1) (1) (2) 由 James(1953), (3) 由 Wywood(1950), (4) (5) (6) 由瓜谷(1954)根据 Goddard Vennesland Nelson 等对罹黑斑病甘薯的研究推定。
- 2) TPN(三磷酸吡啶核苷酸)称为 CoII(辅酶 II)。
 - 3) 抗坏血酸为维生素 C 的还原型,氧化型为脱氢抗坏血酸;绿原酸的氧化型为对醌。谷胱甘肽为氧化型,还原型为还原型谷胱甘肽。
 - 4) (1)~(3)称为抗坏血酸系呼吸,(4)~(6)称为多酚系呼吸(因其与绿原酸有关)。

一般说来,氰酸(HCN)、迭氮化钠(NaN_3)、硫化氢(H_2S)、一氧化碳(CO)称为呼吸抑制剂,能与呼吸酶的金属原子结合而抑制其作用,因此有抑制呼吸的作用。可是,氰酸、迭氮化钠、硫化氢等抑制铁酶和铜酶二者,通过比较这些抑制剂引起的呼吸抑制,还不能明确末端氧化酶是否为细胞色素氧化酶。

不过,一氧化碳单单对以下的细胞色素氧化酶表现特殊

的抑制，因而可以用来证明作为末端氧化酶的细胞色素氧化酶。

即是说，金属酶在黑暗下与 CO 的亲合力比 O₂ 强，显著地起抑制该酶的作用，而在照光之下则细胞色素氧化酶放出 CO，其作用恢复，这点早已明确。因此，应用 CO 抑制的光可逆性，能够了解呼吸中有无细胞色素氧化酶的参与以及参与作用的程度。

表 2 一氧化碳引起根的呼吸抑制因光而恢复(稻田、马场, 1959)

测定时间	根的呼吸量(每克干物 30 分钟氧气吸收量 μ l)						光可逆受抑制 的呼吸比率 $L-D$ %
	黑 暗 下			照 光 下			
	对照 A	一氧化碳 B	B/A (D) %	对照 A	一氧化碳 B	B/A (L) %	
0~60 分钟	1.65	1.20	73	1.59	1.75	110	37
60~120 分钟	1.65	1.30	79	1.56	1.70	109	30

(注) 1) 对照为在氧 5%+氮 95% 中的呼吸，一氧化碳为在氧 5%+一氧化碳 95% 中的呼吸。

2) 暗、明处理各隔 30 分钟。

3) 呼吸在黑暗下受 CO 抑制，在光照下就恢复。光可逆受抑制的呼吸比率平均为 35%。

根据著者等的试验，如表 2 所示，水培水稻分蘖期的根，其呼吸在光的可逆之下受到 CO 的抑制，不过呼吸在光可逆之下受到抑制的呼吸比率约为 35%。这样看来，水稻中有细胞色素氧化酶系统的呼吸是很明显的。

单单应用抑制铜酶的呼吸抑制剂 Dieca，稻的呼吸受到抑制，用抗坏血酸呼吸受到促进，所以水稻中有抗坏血酸氧化酶这点也是明了的。因此，虽可推测表 1 的 (1)~(3) 有抗坏血酸氧化酶系的呼吸系统，但尚未证实，(4)~(6) 的多酚系

的呼吸,在正常稻体中似乎是没有的,在罹病稻中可能发生作用。看来,抗坏血酸系和多酚系的呼吸其能量产生效率要比细胞色素系的呼吸低得多。

4. 呼吸与氧化磷酸化反应

呼吸如不与氧化磷酸化反应结合,即使进行呼吸也不能产生ATP。称为DNP(2, 4-二硝基苯酚)的呼吸抑制剂抑制呼吸与氧化磷酸化反应的结合,虽不抑制呼吸,但通过抑制无机磷进行酯化而阻碍ADP变为ATP的反应。即是说成为不伴随产生能量的呼吸。

表 3 呼吸抑制剂与氧化磷酸化反应的关系

(Hackett, Haas, 1958)

实 验	抑 制 剂 (克分子浓度)	氧的吸收量(O_2) (μ 原子量)	酯化磷酸量(P) (μ 原子量)	P/O
I	0	9.3	21.00	2.19
	DNP 10^{-5}	7.4	3.78	0.53
II	0	2.76	10.12	3.67
	迭氮化合物 10^{-3}	1.9	4.84	2.54
III	0	1.73	6.10	3.34
	氰酸 10^{-4}	2.15	3.39	1.58

(注) 1) 甘蓝花的线粒体 α -酮戊二酸氧化时的呼吸试验。

2) 正常呼吸中P/O比率,理论上为4,一般可得3以上的数值。

3) P/O比率小时,说明氧化磷酸化反应受到抑制。

例如, Hackett 等研究了甘蓝花的线粒体内 α -酮戊二酸被氧化为琥珀酸的过程中抑制剂与酯化磷酸的关系后,如表3所示, DNP中呼吸的抑制虽比较少,但酯化的磷酸减少很多,即氧化磷酸化受到抑制。吸收氧气量与酯化磷酸量之比