

水稻譯叢

(水稻及其他糧食作物)

第八輯

上海市農業科學院
中國科學院植物生理研究所
中華東江農業大學
江蘇農業科學院
編

上海市科學技術編譯館

水 稻 譯 丛

(水稻及其他粮食作物)

第 八 輯

上海市农业科学院
中国科学院植物生理研究所
华东师范大学生物系 編
浙江农业大学
浙江农业科学院

*

上海市科学技术編輯館出版

(上海南昌路59号)

新华书店上海发行所发行 各地新华书店經售

商务印书館上海厂印刷

*

开本 787×1092 1/16 印張 6 1/8 字數 180,000

1963年9月第1版 1963年9月第1次印刷

印數 1—2,300

編 号 : 7002·129

定 价 : 0.90 元

告 讀 者

本譯丛自 1964 年起改为定期刊物(双月刊),由上海市
报刊发行处发行,全国各地邮电局訂购。希讀者向当地邮
局預訂。

上海市科学技术編輯館 啟

前 言

《水稻譯丛》已經出版到第八輯了。本輯內容以介紹改进栽培技术从而提高单位面积产量为目的的植株营养診斷的論文为主。第一篇是日本水稻学家田中明关于他們数年来对水稻营养診斷研究的綜合报导,較全面地叙述叶的結構与功能的动态变化,从而論述了各时期稻株的生理特征及产量因素形成的机制。第二至第五篇是介紹日本近年来提倡診斷叶中天門冬酰胺的存在与否作为追施氮肥的方法,及进一步的試驗資料。第九至十一篇是苏联科学工作者关于小麦营养診斷的研究論文,文章指出叶营养診斷在确定追肥措施中的重要性,而且提出以植株器官中营养元素的临界水平与氮、磷二元素比值結合起来作为診斷指标的問題。这些文献可供我国进行水稻栽培技术研究的参考。第六至八篇是論証水稻植株下位叶在产量因素形成中的重要作用,強調了下位叶中氮、鉀等元素对籽粒形成及后期根系生理功能的影响。最后一篇报导水稻叶及鞘中維管束連絡网的存在。

这些資料的选题不一定完全恰当,內容亦不够全面。譯文中可能尚有不妥之处,希望讀者提供宝贵意見,以改进今后工作。

中国科学院植物生理研究所 唐錫华

1963年7月1日

目 录

1. 水稻叶营养生理的研究	1
緒言	1
材料和分析分法	3
出叶过程与叶子的生存期	4
叶子的生长过程	6
叶子的特性	20
活动中心叶及其与整个植株的关系	25
叶子間的相互关系	31
环境条件对叶子的数目、大小和活力的作用	37
物质的运轉	42
摘要	46
2. 天門冬酰胺的測定作为田間水稻追肥的診斷	49
3. 作物氮素营养状态与天門冬酰胺檢測之間的关系 (V) 水稻	50
4. 周圍环境对水稻叶中天門冬酰胺出現的影响和判断是否需要穗肥的方法 第二次报告 关于水稻的氮素营养的研究	54
5. 栽培条件、特别是光照和营养条件对水稻叶中天門冬酰胺出現的影响 (I)	60
6. 暖地水稻的下位叶与产量的相关性 第一次报告 孕穗期后剪除下位叶片对抽穗期后各部位的形态和成熟以及氮 素动态的影响	67
7. 暖地水稻的下位叶与产量的相关性 第二次报告 孕穗期后剪除下位叶片对抽穗期后磷和鉀的动态的影响	73
8. 暖地水稻的下位叶与产量的相关性 第三次报告 孕穗期后剪除下位叶片对根的影响及其与剪除上位叶的比較	78
9. 春小麦营养叶诊断的应用	81
10. 春小麦叶子的化学成分、籽粒产量和品质与施用肥料的关系	84
11. 春小麦的产量、品质及其预测的可能性与叶内含氮量的关系	87
12. 关于水稻叶中維管束聯絡网的研究	92

1. 水稻叶营养生理的研究

田中 明

(日本札幌北海道大学)

«Journ. Facul. Agr. Hokkaido Univ., Sapporo», Vol. 51, Pt. 3(1961) [英文]

緒 言

早期农业科学在論及作物产量时,一般只联系到播种或栽植时的一些处理,这是由于各种不同的措施,如耕作、土壤 pH 的调节、堆肥、有机肥或化学肥料的施用以及密度的决定等等都是在播种或栽植时进行的;而在生长过程中并不注意,作物成熟时就简单地收获而已。因此完全有理由将作物的产量看作是在播种或栽植时或以前所采取的一些措施的函数值。

基于这个概念,肥料的作用一般以下式表示: $Y=F(x)$; Y 代表作物产量, x 为施肥量。密谢里赫(Mitscherlich)^[1]和威尔考克斯(Willeox)^[2]所进行的研究是这方面的典型。这些研究提供了很多宝贵资料,而且对农业实践起着明显的作用。

但是,近年来日本农民已日益对他们的作物进行精耕细作,他们迫切希望从其所能经营的有限土地获得最高产量。象日本这样的一些耕地面积有限的国家里,这种要求非常迫切。这些国家中的农民非常注意作物的生长过程。在作物生长过程中的农业措施,例如除草、中耕、追肥以及施用防病、防虫药剂等等,在近年来已日益普遍。这些农业情况亦就反映在农业科学上。因此,农业科学家们对作物生长过程的兴趣日益浓厚。

另一方面,到了1920年水培技术已经完善,而且已能运用在作物营养生理研究的领域中。在这种情况下,格里克(Gerieke)曾经利用水培试验来测定小麦^[3]和水稻^[4]植株在各个生长时期对不同营养的反应。在他的报导以后,日本科学家石塚^①(Ishizuka)^[5],春日井(Kasugai)^[6]和大杉(Osugi)^[7]等也都利用稻株进行了不少这一类型的试验。1947年,石塚又报导了关于小麦植株在不同生长时期对营养的吸收和利用的研究。他的报告的结论指出:氮、磷及硫在生长早期能被充分利用,假使在作物生长早期充分供应这些元素,则在生长后期就无需再

行供给。另一方面,作物在整个生活周期中需要钾和钙。镁的利用在穗分化期~开花期最为有效。根据这些论点,石塚指出,为了获得稻株的较高产量,必须在开始生长后9星期内施氮肥,在7星期内施磷肥,并在整个生长过程中施钾肥。

木村(Kimura)等^[8]进行过一系列试验,并计算出氮在不同生长期的部分生产力。按照他们的结果,假使供氮水平高,则氮的部分生产力在生长早期是高的,以后随着生长而下降;假如供氮水平低,则在以下两个时期氮的部分生产力是高的,第一个高峰出现在生长早期,第二个高峰出现在穗分化期与抽穗期之间。

人们以这种方法澄清了作物在不同生长时期的营养需要量,并在此基础上改进了追肥的方法。

除这些水培试验外,人们也研究了田间条件下作物的生长过程。在最初几年中,通常以罗伯森(Robertson)所创议的生长曲线来表明生长。例如:野口(Noguchi)^[10]用下列方程式来表示稻株的生长过程: $\log y/45.00 - y = 0.20208(t - 8.0650)$,其中 y 是在生长期 t 中每穴稻株的重量,而 t 是移栽后的周数。这种类型的方程式只有近似的意义,在这个曲线中,生长过程被认为是一种简单的量变。然而,生长不独包含着量的增加,而且也包含着质的发展。

夏尔纳(Garner)和阿拉德(Allard)^[11]在所创立的光周期学说中指出:在植株生长过程中有着一个需要一定日照长度的时期(phase)。李森科^[12]也发现了春化,他指出在生长过程中存在着对温度敏感的时期。有了这些研究,阶段发育(phasal development)学说得以成立。现在,无疑地在一年生植物的个体发育中,不独有量的生长,而且也有阶段发育。有关作物生长过程的研究必须在这个基础上进行。

稻株的生长过程不独是干重增长的过程,而且也是含有几个时期的过程。

① 本译文中日本人姓氏是照英文拼音译成汉字,未及——查对是否与原来的汉字相符——译者。

一般說來,生長早期分蘖旺盛,說明在這個時期內新器官的形成是活躍的。在幼穗分化以後,幼穗原基的增大及莖的伸長是生長的主要表現。這說明在這個時期中前一期所形成的器官顯著地膨大。開花以後,穗重的增加與蘖重的減輕是顯著的,這說明在這個時期內水稻體的改建是生長的最重要的表現。因此,稻株的個體發生似乎可以參照幼穗分化和開花期來分成三個時期。第一個時期是從開始生長到幼穗分化期;第二個時期是從幼穗分化期到開花期;第三個時期是從開花期到成熟期。這三個時期分別為營養時期、生殖時期和成熟時期。

石塚及著者^[14]曾從生物化學的觀點進行了一系列的研究,以明確這三個時期的生理狀況。植物體的有機組成因素可分三類:蛋白質、碳水化合物及細胞壁物質。我們探索了這些化合物在水稻生長過程中的積累過程,因而得到下述結論:在第一個生長時期,蛋白質的積累較為活躍;在第二個時期,細胞壁的成分纖維素和木質素積累顯著,而在第三個時期,穗中的碳水化合物的積累趨於活躍。藤原(Fujiwara)等^[14]曾研究水稻的生長過程,他們指出:生長早期為“蛋白質時期”,因為此時蛋白質的積累很快,而後期為“碳時期”,因為非氮化合物如纖維素、木質素或淀粉的積累在後期比較活躍。他們的結果與我們的結論是一致的。高橋(Takahashi)和村山(Murayama)^[15]也支持我們的結論。石塚和著者^[16]也曾進一步研究了生長過程中若干酶活力的變化,以確定每一個生長時期的生理狀態。我們從這些研究結果得到結論:第一個生長時期中葉綠素含量高,而且過氧化氫酶、淀粉水解酶和轉化酶亦活躍。這些資料說明:在這個時期,光合作用高,而且同化產物明顯地運轉到生長着的地方,并被消耗掉。在第二個時期,葉綠素含量及過氧化酶活力與第一個時期一樣高,而水解酶和轉化酶活力則較低。光合作用從第一個時期以來仍保持在高水平,但其產物却積累在進行光合作用的地方。第三個時期,葉綠素含量及過氧化酶活力均下降,而水解酶和轉化酶活力增加。在這個時期中,葉中的光合產物活躍地運轉到穗中,形成籽粒。達斯妥(Dastur)^[17]及幾個日本研究人員^[18,19]曾對生長過程中的光合強度的變化進行研究,他們的結論均認為有兩個生長時期光合強度較高。第一高峰出現在生長早期,第二個高峰出現在即將開花前。山田(Yamada)等^[20]的報告也指出:在強光照下,生長過程中光合強度有兩個高峰。作者的生物化學的研究結果^[21]與這些報告正相符

合。

石塚和著者^[22]利用栽培在正常田間條件下的稻株研究了大量元素的吸收過程及其在生長過程中在穗與蘖之間的運轉。根據這次研究結果,大量元素可分成三類:

第一類:氮、磷及硫——稻株從生長開始直到開花期均能大量吸收這些元素,但在開花期後,吸收就不明顯了。這些元素貯藏在蘖中,直到開花期才運轉至穗中。

第二類:鉀及鈣——稻株從開始生長到成熟均不斷吸收這些元素。

第三類:鎂——在穗發育期間被稻株大量吸收。

列為第一類的元素稱為“能量的貯藏者”^[23],是構成蛋白質的元素,這些元素在第一時期內特別重要,因為此時細胞分裂活躍,所以蛋白質的增加亦活躍。屬於第三類的鎂似對第二時期特別重要。這說明鎂對纖維素和木質素的形成具有特別意義。屬於第二類的元素稱為“運輸的調節者”^[23],而且只要植物體是在增長,各個生長時期均必需吸收這些元素。

根據石塚^[24]用小麦植株從事水培的研究結果,植物在從發芽到開花之間的生長期內需要大量的氮、磷和硫。在整個生長期內鉀和鈣的需要量均高,而在穗分化到開花這一期間則需要大量的鎂。

根據這些發現,我們可以指出:稻株吸收一個元素比較活躍的時期也就是需要這一元素比較殷切的時期;換言之,生長在良好條件下的植物在它對某些元素的需要較多時就強烈地吸收這些元素的礦質成份。因此,在植株大量需要時及時施入這些礦質元素,看來是有利於增產的。

上述研究是為滿足農業實踐的需要而進行的,根據這些研究的結果,水稻的追肥方法已被大大地改進了。

但是,農民,特別是日本的稻農,對農業科學的要求還在繼續增長。農民總是希望能從有限的農田中得到較多的產量。他們總是希望能憑每天的診斷就知道該對稻株做些什麼,可惜已進行的研究還不能滿足農民的這些要求。

至今農業科學家及營養生理學家均將植株作為整體來處理,但是植株是由許多分蘖組成的。這些分蘖具有許多葉、莖和穗,而且即使是葉,也是由葉片和葉鞘組成的。在一定的生長期,組成整株的許多器官又各自處於不同的生長期。有些器官剛完成

了分化,有些正在急剧生长,有些正值功能很高,有些却已老了,或已死了。整株植株的化学分析资料,在说明植株的生理状况上意义是很小的,因为试样是很多器官的混合体,而这些器官的性质又完全不同,或者是处在不同的生长期。假使要弄清楚植株的生理状态,就必须对每一个器官给予更多的注意。将植株作为整体来看待的研究只有质的意义。假使我们要在质上了解水稻植株的任何一个生长期的生理状态,则必须对组成整个植株的许多器官进行分析研究。借助于这些研究,便可从营养生理的观点将形态、结构与生理功能结合起来。假使这些研究能阐明每片叶子的生理特征和功能,则在任何生长期都可利用在生长中或在发挥功能中的叶子来对稻株作出诊断。这些研究的结果能极有效地满足前述的农民的需要。

一株生长在正常田间条件下的水稻具有 50~60 片叶子。由于叶子太多,难于对每一片叶子都单独进行研究,所以迄今还无人对叶子进行过这样个别的营养生理研究。

片山 (Katayama) [24] 曾对水稻的出叶过程进行过详尽的研究,他建立了出叶的规律并且创立了同伸叶学说 (theory of synchronous leaves)。根据这个学说,分蘖上每 1 片叶子各有其主茎上的相应的同伸叶,这些叶子同时分化和伸长。例如:第一分蘖上第一叶的同伸叶为主茎上的第四叶。主茎上的第五叶、第一分蘖上的第二叶和第二分蘖上的第一叶互为同伸叶。

按照生长期间的不同,稻株主茎可具有 11~16 片叶子,生长期间愈长,叶数愈多 [25, 26]。假使主茎上有 12 片叶子,则稻株上所有的叶子可按同伸叶学说分成 12 组。主茎上的 12 片叶子代表这 12 组。

自从片山的学说简化了叶片的研究之后,著者即开始了一系列的研究,以求探知主茎上叶子的生理特征及其功能来满足上述的农民要求。本文的目的即在报导这一系列的研究。

在著者开始了这些研究以后,嵐 (Arashi) [27, 28] 又根据一种假定,认为环境条件能反映到该条件下所形成的叶片长度上来,因而对秋落型水稻进行了研究。鳥狩 (Togari) 等 [29] 研究了稻株生长过程中主茎上每片叶子中淀粉的变动,而村山 [30] 则对氮素进行了同样的研究。这些研究是非常有启发性的,而且也鼓励着著者的工作。

近年来在营养生理研究中已广泛地采用了放射性同位素。特别是对于植株体内元素运转的研究已

获得显著的进展。[31, 32]。

在这一系列试验中,放射性同位素如 P^{32} 及 Ca^{45} 被用来追踪这些元素在叶子间的运转, C^{14} 也被用来比较叶子的光合强度,而且也用来追踪同化产物在叶子间及其他器官间的运转。

这些示踪元素帮助了研究的进行,没有它们就不可能得到结果。

石塚和著者自 1948 年以来对稻株的营养生理进行了一系列研究,本报告是这一系列研究的一部分。

材料和分析方法

所有这些研究均采用北海道的中熟水稻品种“中生荣光”。

1952~1957 年将水稻栽培在北海道农业试验站或北海道大学温室内的水培条件下,栽培条件如下:在田间栽培情况下,5 月中将种子播于营养供应充分的有保护的陆地苗床上。约在播种后 30 天进行移栽,当时第 4 叶已开始伸出;大田精平灌水,施以硫酸铵、过磷酸钙和硫酸钾,共计每公顷氮 (N)、五氧化二磷 (P_2O_5) 和氧化钾 (K_2O) 各 75 公斤。株行距为 23×23 厘米,每穴 1 株。移栽后,按当地一般方法进行灌溉、除草及喷施防治病虫害的药剂。这种栽培情况下的水稻,9 月底即可收获。在水培情况下,把幼苗培育在温室的砂基上,用自来水按时灌溉,到第三叶期移栽至培养液中。在盛有 4 升培养液的培养缸中栽植 6 苗。一星期后间苗,使每缸只留两株大小均一的幼苗。培养液由 NH_4NO_3 , NaH_2PO_4 , KCl , $CaCl_2$, $MgCl_2$ 及 Na_2SO_4 组成。N, P_2O_5 , K_2O , CaO , MgO 及 SO_3 的供应浓度分别为 40, 30, 40, 30, 30, 30 ppm。[33] 所用蒸馏水是在金属容器中冷凝锅炉蒸气而获得的。培养液的 pH 开始时调节在 4.6, 在换新培养液前不再调节。培养液每隔 5~7 天换一次,同时供给少量铁及锰。处理重复 2 次。

每隔一定时间采集试样。在田间栽培情况下,每次取样 10~30 株分蘖系统大致相同的植株,在水培情况下,每次取样时从一缸中取两株。把这些植株彻底洗净,立即分离各个器官,并在 70~80°C 烘箱中加以干燥。把干燥的样品用研缸磨细后,保存以供分析之用。

氮用微量凯氏法 (micro-Kjeldahl method) 测定,磷用飞司克-塞巴罗 (Fiske-Subbarow) [34] 比色法测定。钾是将钾沉淀为亚硝酸根络高钴酸盐,然后

把鈷用溶解在丙酮中的 NH_4CNS 来作比色测定^[30]。鈣是在将它沉淀为草酸鈣后，以过錳酸鉀滴定作容积测定。鎂是在将鈣沉淀为草酸鈣而除去后，在碱性条件下用磷将鎂沉淀而测定的。磷则以比色法测定。

糖类、淀粉及半纖維素的测定按照村山等^[31]所述方法进行。以 80% 乙醇提取糖类，并把提出的非还原性糖以 2% 硫酸进行水解。用 4.6 N 的 HClO_4 提取淀粉，也以此酸进行水解。用 0.7 N 的 HCl 水解半纖維素。用氢氧化鋁及硫酸鋅除去杂质。用苏

謀恰 (Somogyi) 法^[32]测定糖类的还原力。

放射性同位素的应用与测定方法将在各章分别叙述。

出叶过程与叶子的生存期

将水稻“中生荣光”品种栽培于北海道农业試驗場的田間，一切条件如上述。1952年6月9日移栽。从移栽至收获每隔2周取样一次。

对这些試样观察了主莖和分蘖的出叶情况，其結果见图1。

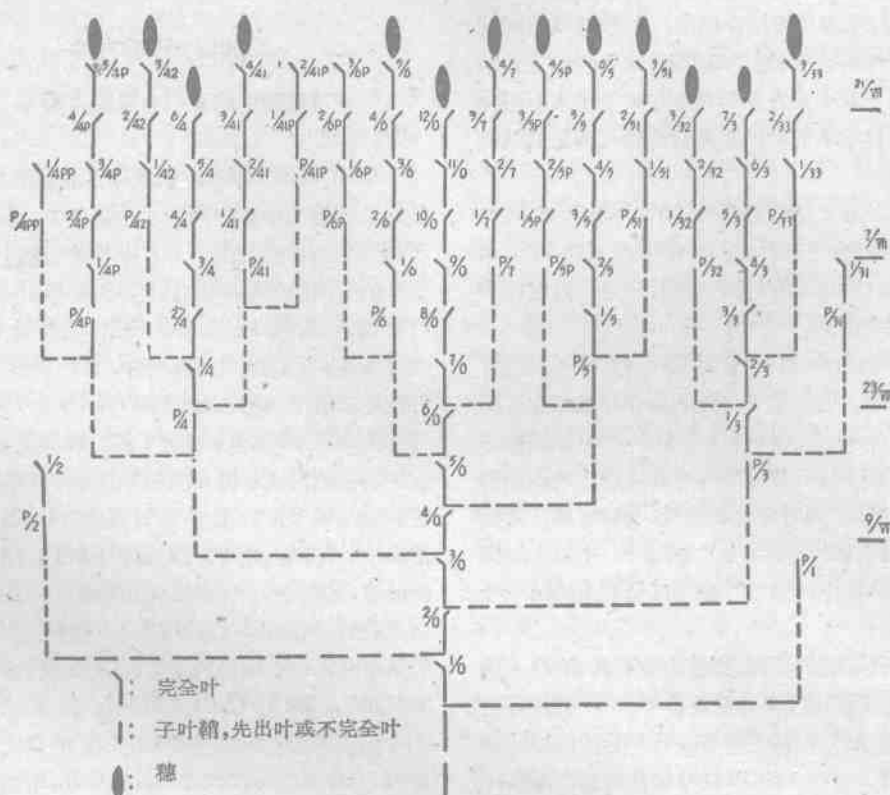


图1 出叶过程

在此图中，采用了片山的叶子命名法^[24]。例如，用这个方法，主莖上第3叶以3/0符号表示，分母是莖杆的称谓，分子是叶在莖上的位置。主莖以0为符号，第一次分蘖以其在主莖上的节位数命名。P表示先出叶 P 。从第一次分蘖上生出的第二次分蘖以如下符号表示：例如出生在第三分蘖第二节上的分蘖以符号32表示，第一个数字表示分蘖的称谓，第二个数字表示节的称谓。

移栽时，幼苗具有4片叶，没有分蘖。

在6月23日，幼苗成活后，水稻主莖上有6片

叶，并有两个分蘖可见。第一分蘖只有干枯了的先出叶，第2分蘖有先出叶及第1叶，但这些叶均已死去。这两个分蘖是死蘖，它们在移栽后即行萎縮而不能继续生长。第3分蘖具有先出叶和第1叶。6/0和1/3互为同伸叶。

在7月7日，主莖上有9片叶及6-, 5-, 4-, 3-, 31及4p-分蘖。此外，9/0, 6/1, 5/2, 4/3, 3/4, 2/5, 1/6, 4/1p, 3/11, 2/12, 1/13, 3/2p, 2/21, 1/22, 2/3p, 1/31, 1/4p, 2/1pp, 1/1p1, 1/11p和1/2pp为同伸叶，它们均在此一生长期中伸长。事

① 原文 profile 似为 prophyll 之誤——譯者。

实上, 9/0, 4/3, 3/4, 2/5, 1/6, 1/31 及 1/4p 正在伸长。这一点说明: 同伸叶学说大致适于这种情况。

7月21日, 在主茎及 3-, 4- 和 32- 分蘖上可发现幼穗原基。而在其他分蘖上并未出现。这一时期, 分蘖间的发育是有着一些差别的。

8月6日, 所有有效分蘖上的幼穗原基均已形成, 而且迅速地生长着。

8月20日, 所有的穗抽出了。同伸叶系统的各个穗之间有位置上的差异。如图1所示, 相差约有一步, 结果各个分蘖间抽穗期相差约一星期。

生长末期, 主茎有12片叶子, 其中1/0及2/0具有死分蘖, 而3/0~7/0具有有效分蘖。9/0~10/0、10/0~11/0、11/0~12/0及12/0~穗的节间伸长, 也就是说, 10/0、11/0、12/0及穗有伸长的节间。这些节间中, 最下面的一个较短。3-分蘖有3个第二次分蘖, 其中31-分蘖为无效分蘖, 32-和33-分蘖为有效分蘖, 4-分蘖是最旺盛的一个分蘖, 从它又长出4个分蘖, 其中4p, 41和42为有效分

蘖, 41p为无效分蘖。5-分蘖有2个有效分蘖, 即5p和51。6-分蘖只有1个二次分蘖, 即无效的6p。7-分蘖则无二次分蘖。所有的有效分蘖至少有3片叶子, 各叶间有伸长的节间。

一般来说, 有少数叶子既无伸长的节间, 茎上也没有分蘖。主茎及 5-, 6- 和 4p- 分蘖有2片这种类型的叶子, 3-, 4-, 7-, 41p 和 5p- 分蘖只有一片, 至于 32-, 33-, 42- 和 51- 分蘖则根本没有。

没有一个死分蘖具有3片以上的叶子, 一个有效分蘖的叶子的临界数似乎是3片, 也就是说, 具有3片以上健全叶子的分蘖才能成为有效分蘖, 而不能具有3片健全叶子的分蘖便会由于若干原因而归于死亡。

这些观察表明: 同伸叶学说很符合这些情况。因为同伸叶是同时出现的, 所以这些叶子几乎是在相同的情况下生长的, 而且其生理状态和功能看来亦大致相同。因此, 在这一系列研究中, 讨论将只限于主茎上叶片。

表1 主茎上的叶片长度(厘米)

叶 名	取 样 日 期							
	9/VI	23/VI	7/VII	21/VII	6/VIII	20/VIII	3/IX	17/IX
12/0	—	—	—	10 D	28 O	29 O	28 O	29 O
11/0	—	—	—	40 O	41 O	40 O	41 O	40 O
10/0	—	—	—	41 O	42 O	42 O	41 O	42 O
9/0	—	—	11 D	35 O	35 O	34 O	35 O	34 O
8/0	—	—	30 O	30 O	31 O	30 O	30 O	31 O
7/0	—	—	29 O	22 O	23 O	22 O	22 O	23 O
6/0	—	5.0 D	17 O	17 O	16 O	17 O	18 O	17 O
5/0	—	12.4 O	18 O	18 O	18 O	12 O	13 O	12 O
4/0	2.9 D	10.5 O	10 O	10 O	10 O	—	—	—
3/0	8.2 O	9.0 O	9 O	9 O	—	—	—	—
2/0	5.2 O	5.8 O	5.8 O	6 O	—	—	—	—
1/0	1.9 O	1.9 O	—	—	—	—	—	—

O=完全叶, D=伸长叶, O=半死叶, ●=死叶。

图2表示主茎上相邻各叶的出叶间隔, 横轴为观察日期, 纵轴为主茎叶数。所连曲线差不多为一直线, 从3/0到12/0的出叶间隔几乎是恒定的, 不管叶位如何, 从一叶出现到下一叶出现的间隔总共约为5~6天。片山^[24]曾指出: 在某一生长期之前, 出叶间隔几乎是恒定的, 以后间隔才延长, 他称此时期为“出叶间隔的转折期”。不过, 这里所叙述的资料中并无这种转折期, 我们的观察也并未详细到这一步。关于这个问题, 著者另外作过详细研究, 而且结论指出, 假使环境条件在整个生长过程中保持恒

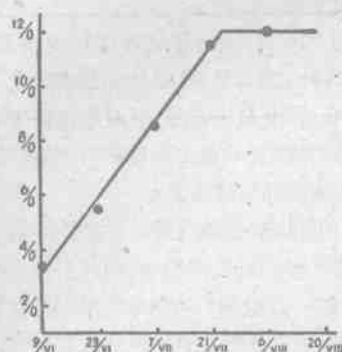


图2 主茎上叶子的出叶过程

定的話,出叶間隔是恒定的^[36]。

主莖上不同位置的叶子的生存期可用表 1 来加以推算。

3/0 是在 6 月 10 日伸长,而在 7 月 7 日开始干枯,所以它的生存期約为 30 天。4/0 于 6 月 23 日伸长完竣,7 月 21 日死亡,所以它^①的生存期約为 40 天。第 6/0 叶的生存期接近 45 天。7/0~10/0 各叶的生存期与第 6/0 叶几乎相等。第 11/0 叶能保持活动性到 50 天以上。劍叶的生存期則长于其它任何叶子。

一般來說,在分蘖期中活动的叶子生存期最短,在伸长期中活动的叶子生存期較长,而在成熟期中活动的叶子,其生存期最长。这个結果与森田 (Morita) ^[38] 的結論是一致的。

叶子的生长过程

如上述随着生长,主莖上各叶自下而上逐一出

現。因为稻株是由很多叶子构成的,要明了整个植株的生活史,就必须搞清楚个别叶子的生活史。

从生理上來說,一片叶子的生活史是叶干重增长的过程,或者是物质积累于叶中和从叶中流出的过程。

由于这个理由,著者于 1952 年和 1957 年特就正常田間条件下的稻株,測定其各个生长期中主莖叶的干物重、各元素含量及碳水化合物含量。在这两年中,气候情况良好,所研究的稻株生长正常。

干重的变动

1952 年和 1957 年进行了不同生长时期的主莖叶干重的測定。这两年所得的数据大致相同,因此表 2 及图 3 仅列出 1952 年的数据^[39]。

在叶子的生长早期,叶干重增加到最高点,然后就下降。隔一些時間以后,下降停止,叶重保持恒定。从叶重停止下降时起,叶子就逐渐干枯。

表 2 主莖上叶子的干重(克/叶)

叶 名	取 样 日 期							
	10/VI	23/VI	7/VII	21/VII	6/VIII	20/VIII	3/IX	17/IX
穗	—	—	—	—	0.27	0.64	1.75	2.25
12/0	—	—	—	0.036	0.35	0.38	0.29	0.27
11/0	—	—	—	0.21	0.51	0.56	0.42	0.35
10/0	—	—	—	0.23	0.47	0.47	0.34	0.31
9/0	—	—	0.012	0.25	0.32	0.28	0.20	0.21
8/0	—	—	0.096	0.17	0.21	0.18	0.18	0.18
7/0	—	—	0.082	0.14	0.14	0.12	0.12	0.12
6/0	—	0.012	0.063	0.087	0.068	0.073	—	—
5/0	—	0.026	0.059	0.054	0.052	0.050	—	—
4/0	0.008	0.026	0.033	0.030	0.032	0.030	—	—
3/0	0.014	0.022	0.019	0.017	0.019	—	—	—
2/0	0.006	0.012	0.009	0.010	—	—	—	—
1/0	0.002	0.002	—	—	—	—	—	—
莖	0.001	0.003	0.017	0.081	0.462	1.30	1.19	1.10

1/0 叶在 6 月 10 日移栽时达到最高重量。劍叶,即 12/0 叶,在 8 月 20 日达到最高重量。所有的叶子均在 6 月 10 日~8 月 20 日順着自下而上的叶序先后达到其最大干重。这說明下面的叶子首先生长,然后上面的叶相继生长。

从图 3 可以清楚地看到:在稻株的若干生长期內,有些叶子的重量在增加,同时另外一些叶子却在减少。这一点說明:一定时期內稻株总重的增加表示各个叶子重量增减的代数总和是正值,总重的

减少則表示这一总和是負值。無論总重增加或减少,总之,有些叶子是在增加重量,而另一些叶子是在减少重量。

表 3 是根据表 2 和图 3 而計算的,它表示各个叶子的最大重量及該叶死亡时的重量。

除劍叶外,叶位(或叶的着生)愈高,其最大干重愈大。根据这个事实,可以指出:2/0 的生长得到 1/0 的助益,因而 2/0 的最大干重大于 1/0;基于同样理由,3/0 大于 2/0。这样,上位叶就大于下位叶。

① 原文为 5/0,据表 1 应为 4/0。——譯者

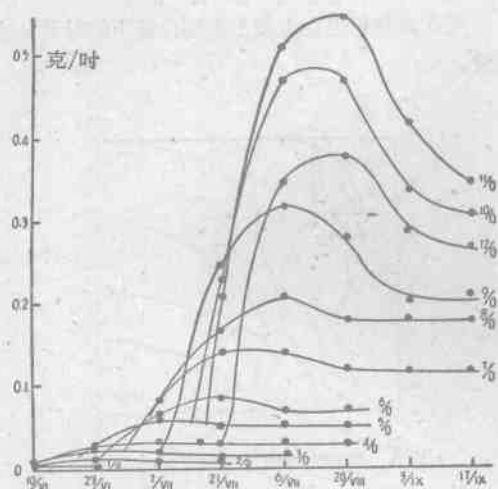


图3 主莖上各叶的干重

稻株的生长可被視為一种連鎖反应。1/0 的生长对 2/0 的生长是必要的, 3/0 的生长又須借助于 2/0 及 1/0。一般來說, $n/0$ 叶的形成是借助于 $n-1/0$ 、 $n-2/0$ 和 $n-x/0$ 的生长, 同时它还促成 $n+1/0$ 、 $n+2/0$ 及 $n+x/0$ 的生长。这样, 整株稻株的生长过程就具有一种自动催化反应的特性。

叶的干重在达到最大重量以后就开始下降, 这种下降主要是由于物质从叶中运转至后期生长的其他器官的缘故。可以认为: 在叶重达到最大量以后, 物质从叶中运出的多少适足以說明該叶所貯藏的物质对后期生长所能提供的助益的大小。这种运转系数以下式計算:

$$\text{运转系数} = \frac{(\text{最大重量} - \text{死亡时重量})}{\text{最大重量}}$$

1/0 的运转系数为零。观察是在移栽时才开始

表3 最大重量及运转系数

叶 名	最大重量 (克)	死亡时重量 (克)	运转系数
12/0	0.385	0.270	30
11/0	0.559	0.350	37
10/0	0.474	0.308	35
9/0	0.315	0.208	34
8/0	0.211	0.179	15
7/0	0.143	0.122	15
6/0	0.087	0.073	13
5/0	0.059	0.050	12
4/0	0.033	0.030	10
3/0	0.022	0.019	16
2/0	0.012	0.010	17
1/0	0.002	0.002	0

的, 所以 1/0 的干重十分可能在此以前即已停止下降。这可能是 1/0 的运转系数为零的原因。2/0 及 3/0 的系数为 16 或 17。4/0~6/0 的运转系数较小。在 4/0 与 11/0 之間, 其运转系数是按叶位自下而上逐渐增加的。在 9/0 到 11/0 之間, 其运转系数较大, 而 12/0 即劍叶的系数也很大。这些叶子間运转系数的不同, 說明每一片叶子各因其在莖上的位置不同而生理特性和功能亦各不同。

上位叶比下位叶具有較大的貯藏物质的能力。

元素的积累与流出

氮 1952 年对主莖上各叶在不同生长时期的含氮量进行了测定, 結果見表 4^[40]。

表 4 表明生长过程中每片叶子的含氮量的变化。

表4 主莖上每叶的含氮量(N%, 干重)

叶 名	取 样 日 期							
	10/VI	23/VI	7/VII	21/VII	6/VIII	20/VIII	3/IX	17/IX
12/0	—	—	—	5.03	1.65	1.64	1.33	0.53
11/0	—	—	—	3.60	1.67	1.51	1.16	0.53
10/0	—	—	—	3.12	1.64	1.48	1.07	0.53
9/0	—	—	5.53	2.80	1.64	1.23	0.80	—
8/0	—	—	4.21	2.79	1.58	0.92	0.75	—
7/0	—	—	3.59	2.62	1.05	0.80	—	—
6/0	—	5.63	3.10	2.37	0.95	—	—	—
5/0	—	3.60	2.88	1.80	1.28	—	—	—
4/0	5.52	2.79	2.13	1.59	—	—	—	—
3/0	3.85	2.48	1.97	1.57	—	—	—	—
2/0	3.28	1.50	0.90	—	—	—	—	—
1/0	2.20	0.73	—	—	—	—	—	—

1/0 及 2/0 的含氮量在移栽后迅速下降。这些叶子在短时期内就死亡。1/0 及 2/0 死亡时含氮量分别为 0.73% 和 0.90%。3/0~5/0 的含氮量随着伸长而迅速下降。在这次锐降后,下降速度就减小。叶位愈高,停止锐降时的含氮量也愈高。这些叶子死亡时有较高的含氮量 (1.28~1.59%), 这一点说明引起这些叶子死亡的原因并不是蛋白质的分解。以 6/0~9/0 的情况来说,在伸长时期,其含氮量下降很快,然后有一段时期下降减缓。但 7 月 20 日以后,下降又复加速。这些叶子死亡时的含氮量为 0.75~0.95%, 这些数值比起 3/0~5/0 的情况来是要低一些。10/0~12/0 随着生长而含氮量迅速下降,但伸长停止时,其含氮量在相当长时期内维持在几乎恒定的水平上,开花后,它开始继续下降。这些叶子死亡时的含氮量很低(约 0.6%)。这说明这些叶子中的蛋白质显著分解而且从叶子运转至穗。这些叶子的死亡可能是部分地由于蛋白质的分解。

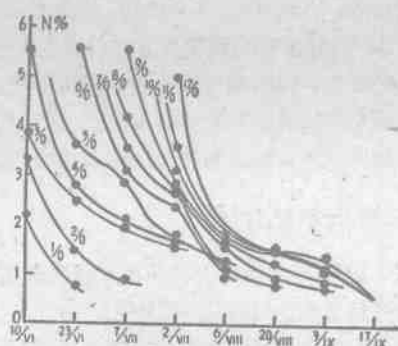


图4 各生长期主茎上每叶的含氮量

图5表明着生在主茎上不同位置上的叶片的含氮量。

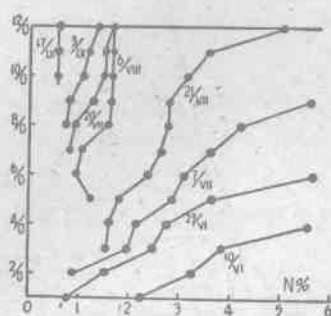


图5 主茎上不同位置的各叶含氮量

在从 6 月 10 日移栽时到 7 月 21 日穗分化时这一段生长时期内,上位叶的含氮量比下位叶高。在这些生长期中,分蘖继续形成新的叶原基。新叶的含氮量较老叶高。这一点说明老叶中的氮转入新叶。在这些生长期中,从老叶转来的氮和根所吸收的氮均进入生长点,而不运至下面的叶子。在生长点上产生了新叶,这些新叶利用运来的氮而伸长。这表明新器官的发端与伸展引起了氮的积累。穗分化期以后,各叶间含氮量的差异逐渐缩小。到了 8 月 6 日即无大差异。即使在这个时期,叶子也自下而上逐渐死亡。开花期以后,下位叶的含氮量开始迅速下降,因此,在这个生长期,上位叶的含氮量又复高于下位叶。

在不同生长期,每片叶子中绝对含氮量是以它的含氮百分数乘以干重而算出的,结果见表 5。图 6 表示绝对含氮量(毫克)与测定日期的关系。

表5 主茎上每叶中的氮量(N 毫克/叶)

叶名	取 样 日 期							
	10/VI	23/VI	7/VII	21/VII	6/VIII	20/VIII	3/IX	17/IX
12/0	—	—	—	1.8	5.8	6.2	3.9	1.6
11/0	—	—	—	7.6	8.5	8.5	4.9	2.0
10/0	—	—	—	7.2	7.7	7.0	3.6	1.8
9/0	—	—	0.7	7.0	5.2	3.4	1.6	—
8/0	—	—	4.0	4.7	3.3	1.7	1.4	—
7/0	—	—	2.9	3.4	1.5	1.0	—	—
6/0	—	0.68	2.0	2.1	0.65	—	—	—
5/0	—	0.94	1.7	0.97	0.66	—	—	—
4/0	0.44	0.73	0.70	0.48	—	—	—	—
3/0	0.54	0.55	0.37	0.27	—	—	—	—
2/0	0.20	0.18	0.08	—	—	—	—	—
1/0	0.08	0.02	—	—	—	—	—	—

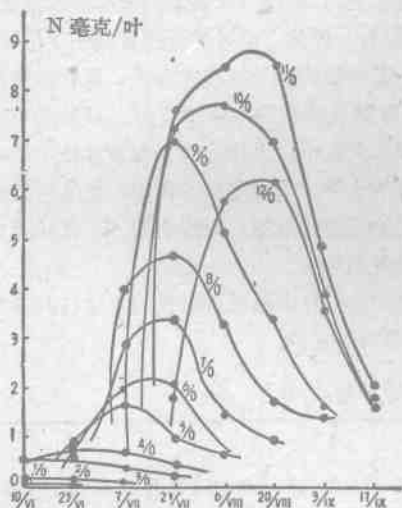


图6 各生长期每叶中的氮量

每一叶子中绝对含氮量的增加是与叶子的生长有关的,而且在达到最大值之后它就下降。这一结果与很多报告^[41, 42]相一致。叶子中氮的积累和流出与叶子的活动性有关。假使叶子是活动的,氮就在叶中积累,假使是不活动的,则从叶中流出。

各叶中氮素积累量达到最大的时间,与干重的情況相同,是依叶位的次序,自下而上先后来到的。

磷 不同生长时期主茎上每一叶子的含磷量的测定,是以测定含氮量的同一样品进行的,结果^[43]见表6。

图7按取样日期表示不同生长期的每一叶子的含磷量。

1/0和2/0的含磷量与含氮量一样,在移栽后迅速下降,这两片叶子在死亡时的含磷量为0.02%,数值很低。3/0的含磷量情况与2/0多少有些

表6 主茎上每叶的含磷量 ($P_2O_5\%$, 干重)

叶 名	取 样 日 期							
	10/VI	23/VI	7/VII	21/VII	6/VIII	20/VIII	3/IX	17/IX
12/0	—	—	—	1.32	0.68	0.70	0.59	0.31
11/0	—	—	—	1.07	0.66	0.66	0.35	0.09
10/0	—	—	—	1.00	0.64	0.62	0.18	0.06
9/0	—	—	1.04	0.39	0.32	0.22	0.05	—
8/0	—	—	0.55	0.25	0.29	0.12	0.05	—
7/0	—	—	0.30	0.18	0.24	0.05	—	—
6/0	—	0.94	0.17	0.15	0.20	0.04	—	—
5/0	—	0.51	0.27	0.30	0.16	—	—	—
4/0	1.10	0.32	0.25	0.19	—	—	—	—
3/0	1.06	0.28	0.10	0.14	—	—	—	—
2/0	1.21	0.24	0.02	—	—	—	—	—
1/0	1.18	0.22	—	—	—	—	—	—

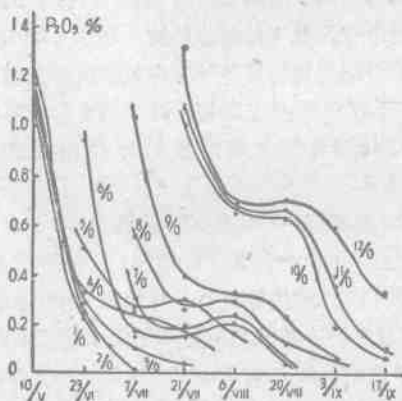


图7 各生长期主茎上每叶的含磷量

相同。4/0及5/0的含磷量在它们伸长时迅速下降。在此锐降后,它们的磷含量就差不多稳定在0.3~0.4%左右,或略有升高。在此时期以后,含磷量再次缓慢下降。4/0和5/0在死亡时的含磷量为0.14~0.19%,高于其他各叶。6/0~9/0中磷的情况差不多与4/0或5/0相似。这些叶子的含磷量在8月6日达到最高值,然后下降。10/0~12/0的含磷量在8月6日之前下降极显著。此后直到开花为止,含磷量几乎保持恒定于0.6及0.8%之间。这些叶子的恒定水平高于下位叶,开花后,10/0~12/0的含磷量开始自下而上依次逐渐下降。

图8表示不同生长时期中叶位与含磷量的关系。

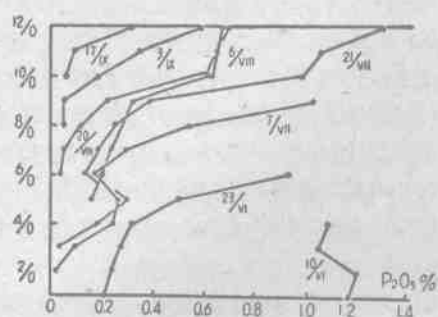


图8 主茎上不同叶位的各叶含磷量

在移栽时,各叶間含磷量的差异并不很大,在幼苗成活后,一般是上位叶的含磷量高于下位叶,这种情况一直保持到生长結束时为止。但在穗分化期之前,各叶間含磷量的差异却較大。从移栽至穗分化期这段生长期中,上位叶的含氮量亦比下位叶保持于較高的水平。这说明磷的积累与氮的积累受着几乎相同的机制的控制。穗分化期后,各叶間含磷量的差异就减少了。

测定每一叶中绝对含磷量的方法与测定氮时相同,結果列于表7。

表7 主茎上每叶中的磷量 (P_2O_5 毫克/叶)

叶 名	取 样 日 期							
	10/VI	23/VI	7/VII	21/VII	6/VIII	20/VIII	3/IX	17/IX
12/0	—	—	—	0.48	2.38	2.66	1.71	0.84
11/0	—	—	—	2.25	3.37	3.70	1.47	0.32
10/0	—	—	—	2.30	3.01	2.90	0.61	0.19
9/0	—	—	0.01	0.98	1.02	0.62	0.10	—
8/0	—	—	0.58	0.43	0.61	0.22	0.09	—
7/0	—	—	0.25	0.25	0.34	0.06	—	—
6/0	—	0.10	0.11	0.13	0.13	0.03	—	—
5/0	—	0.13	0.16	0.16	0.08	—	—	—
4/0	0.09	0.08	0.08	0.06	—	—	—	—
3/0	0.15	0.06	0.02	0.10	—	—	—	—
2/0	0.07	0.03	0.00	—	—	—	—	—
1/0	0.03	0.00	—	—	—	—	—	—

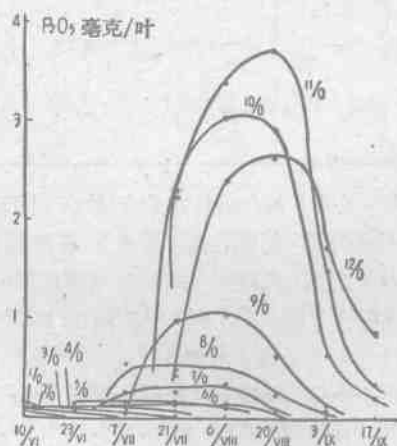


图9 各生长期每叶中的磷量

图9表示各生长期中每一叶內绝对含磷量(毫克)。

每一叶中的绝对含磷量随着叶的伸长而增加,达到最高量后即行下降。达到最高量的先后是按叶

位自下而上的次序。这与氮的情况也正相似。在低于9/0的下位叶中,磷与氮的变化是有差异的。这些叶子中的最高含磷量在长时期內保持恒定,这可能是由于在下位叶生长期間內土壤中可溶性磷并不充分,以及低温下吸收磷的能力不活跃之故。因此,叶中所积累的磷就在这些叶子中存留較長時間,以保持它們于活动状态。这些叶子中的磷只有在这些叶子开始干枯时才外流。10/0~12/0中磷的积累和外运过程与这些叶子中氮的情况相似。

钾 测定不同生长期每一叶子的含钾量所用的样品是与1952年用来测定氮的样品相同的。結果[48]见表8。

图10表示每一叶中钾的变动曲线。

1/0及2/0的含钾量下降很快,一直到这些叶片死亡为止。这种趋势差不多与氮及磷的情况相同。因为这些叶在移栽后就枯萎了,所以它們的組成部分几乎全部外流。3/0和4/0与1/0和2/0的情况差不多相同,不过含钾量的下降没有这么快。位置高于5/0的叶子,其含钾量变动曲线与其含氮量或

表8 主莖上每叶的含鉀量($K_2O\%$, 干重)

叶 名	取 样 日 期							
	10/VI	23/VI	7/VII	21/VII	6/VIII	20/VIII	3/IX	17/IX
12/0	—	—	—	6.02	1.90	1.90	1.91	2.05
11/0	—	—	—	3.52	1.96	2.05	2.38	2.45
10/0	—	—	—	2.90	1.90	1.90	2.23	2.20
9/0	—	—	4.97	2.31	1.45	1.63	1.91	—
8/0	—	—	3.50	2.15	1.32	1.52	1.50	—
7/0	—	—	2.82	1.32	1.20	1.42	—	—
6/0	—	3.72	2.65	1.75	1.50	1.50	—	—
5/0	—	3.15	2.15	1.60	1.50	—	—	—
4/0	5.00	2.70	1.50	0.98	—	—	—	—
3/0	4.47	1.24	1.01	0.90	—	—	—	—
2/0	3.85	0.80	0.75	—	—	—	—	—
1/0	2.73	0.42	—	—	—	—	—	—

含磷量的变化有些不同。这些叶子的含鉀量随着叶子的生长而慢慢下降, 在叶子停止伸长时达到最小值。这个时期以后, 含鉀量很慢地上升。10/0~12/0

的上升较下位叶更为显著。含鉀量的上升是在含氮量与含磷量下降时进行的。这可能是由于叶中鉀的运转较慢于氮和磷之故。这样, 鉀的相对含量随着氮和磷的运转而上升。

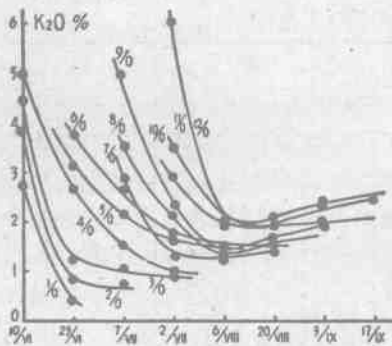


图 10 各生长期每叶的含鉀量

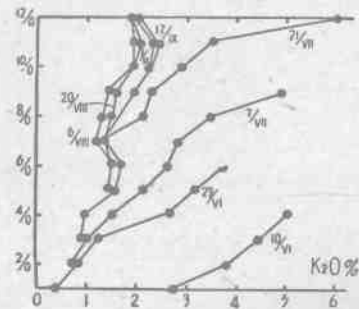


图 11 主莖上不同位置的各叶含鉀量

表9 主莖上每叶中的鉀量(K_2O 毫克/叶)

叶 名	取 样 日 期							
	10/VI	23/VI	7/VII	21/VII	6/VIII	20/VIII	3/IX	17/IX
12/0	—	—	—	2.17	6.65	7.22	5.54	5.54
11/0	—	—	—	7.37	9.99	11.48	9.99	8.57
10/0	—	—	—	6.67	8.93	8.93	7.56	6.82
9/0	—	—	0.59	5.77	4.64	4.56	3.82	—
8/0	—	—	3.37	3.65	2.77	2.74	2.70	—
7/0	—	—	2.31	1.84	1.68	1.70	—	—
6/0	—	0.45	1.67	1.52	1.02	1.09	—	—
5/0	—	0.82	1.27	0.86	0.78	—	—	—
4/0	0.40	0.70	0.50	0.29	—	—	—	—
3/0	0.63	0.27	0.19	0.15	—	—	—	—
2/0	0.23	0.07	0.07	—	—	—	—	—
1/0	0.07	0.01	—	—	—	—	—	—

在从移栽期到穗分化期之间的生长期，各叶间含钾量的差异缩小，这种趋势差不多与含氮量的情况相同。

我们也计算了各个生长期每一叶子中的绝对含钾量(毫克)，结果见表9。图12表示各生长期每一叶中的绝对含钾量变化曲线。

随着叶子的生长，叶中的钾逐渐积累而达到最大量，然后就从叶中外流。钾的积累首先在下位叶

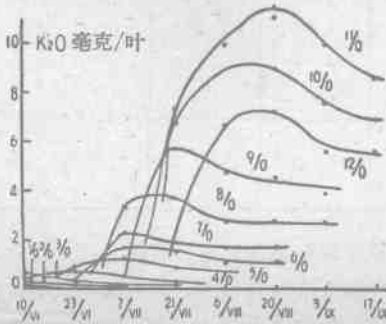


图12 各生长期每叶中的钾量

中，然后在上位叶中进行。这种趋势与氮和磷的积累和外运相同。

钙 1957年测定了不同生长期主茎上各叶的含钙量，结果^[44]见表10。图13表示生长过程中每叶含钙量的变动曲线。

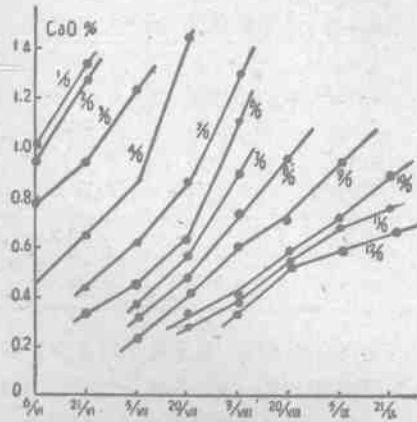


图13 各生长期每叶的含钙量

表10 主茎上每叶的含钙量(CaO%,干重)

叶 名	取 样 日 期							
	6/VI	21/VI	5/VII	21/VII	3/VIII	20/VIII	5/IX	21/IX
12/0	—	—	—	—	0.33	0.52	0.57	0.65
11/0	—	—	—	0.28	0.38	0.56	0.68	0.76
10/0	—	—	—	0.33	0.41	0.59	0.72	0.89
9/0	—	—	0.24	0.42	0.61	0.81	0.94	—
8/0	—	—	0.32	0.48	0.74	0.95	—	—
7/0	—	—	0.37	0.57	0.90	—	—	—
6/0	—	0.33	0.45	0.63	1.11	—	—	—
5/0	—	0.43	0.63	0.86	1.30	—	—	—
4/0	0.45	0.65	0.87	1.45	—	—	—	—
3/0	0.78	0.94	1.24	—	—	—	—	—
2/0	0.95	1.28	—	—	—	—	—	—
1/0	1.05	1.34	—	—	—	—	—	—

含钙量的变化与上述其它元素有极大的差异。叶子的含钙量在生长开始时就上升，一直到叶子死亡。故当叶子干枯时，它的含钙量最高。这一点说明钙的积累与代谢活动无关。这种随着叶子的生长而上升的含钙量，在下位叶比在上位叶更为陡急。

一般说来，死亡时，上位叶的含钙量低于下位叶。就是说，1/0~5/0干枯时，其含钙量为1.2~1.4%；6/0~9/0干枯时约为1.0%；10/0~12/0干枯时则在0.9%以下。

图14表示不同生长期主茎上各叶间含钙量的差异。

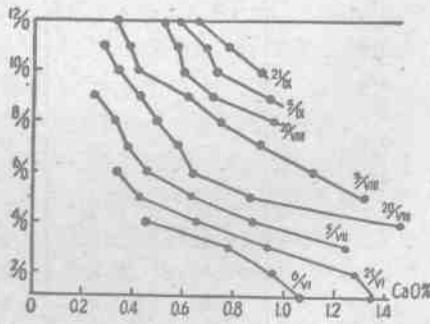


图14 主茎上不同位置的各叶含钙量