

植物生理 生化进展

第三期

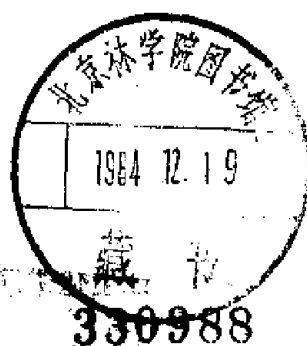
北京植物生理学会 编辑

科学出版社

植物生理生化进展

第 三 期

北京植物生理学会 编辑



北林图 A00046351

科学出版社

1984

内 容 简 介

本期《植物生理生化进展》一共选编了12篇综合性评论和1篇书评。这12篇综合评论,主要是介绍国内外植物生理学和植物生物化学的研究发展动态以及其重要成就。其中有3篇文章是评述我国杂交水稻及其生理优势的一些理论问题;此外还有环境生理学方面的植物在逆境下乙烯的生成及其生理意义、矿物营养的生理生态学、植物光合作用原初过程的研究概况;其次如植物衰老的激素调节、硝酸还原酶钝化蛋白与氮代谢的关系、植物冠瘿病及植物遗传工程研究的进展、光周期诱导开花过程中植物体内核酸及蛋白质的变化、类似植物激素壳梭孢素的化学和生理学、植物组织培养在蔬菜作物上的应用;最后一篇是对赫斯著的《植物生理学》的书评。

此书可供农业科学工作者、植物生理学工作者以及大专院校生物系师生和农业学院师生参考。

主编: 吴相钰 副主编: 黄宗甄
委员: 何笃修 李杰芬 祝宗岭 赵微平
施定基 郝国斌 梁淑文

植物生理生化进展

第 三 期
北京植物生理学会 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

1984年6月第 一 版 开本: 787×1092 1/16
1984年6月第一次印刷 印张: 13
印数: 0001—3,000 字数: 299,000

统一书号: 13031·2595

本社书号: 3573·13—10

定价: 2.10 元

《植物生理生化进展》征稿简则

一、本刊宗旨：介绍国内外植物生理学及植物生物化学方面的发展动态、重要成就、新观点新理论以及新方法的基本原理、运用原则和主要成果。读者对象为与植物生理学有关的科技人员、大专院校教师、研究生和高年级学生。

二、本刊所登载的稿件主要是作者自己撰写的综合评述。要求来稿将问题叙述清楚，最多不超过两万字，不要求罗列详细文献。

三、来稿请注明作者真实姓名、工作单位、详细通讯处。

四、来稿请用方格稿纸用钢笔蓝墨水缮写，字体清晰，切勿潦草。简体字以国务院公布的简体字为准。标点符号，依照原出版总署公布的“标点符号使用法”。每个标点占一格。度量衡单位名称应采用国务院公布的“统一公制计量单位中文方案”中的名称。

五、图表照片应力求精简，绘图时请另用绘图纸黑墨绘画（图中的文字，数字用铅笔写，图题及图注写在稿子上，不要写在绘图纸上）并顾及版面大小。表格及插图可注明在正文中出现的地位。

六、参考文献只列最重要的，全部置于正文之末，并按文中出现次序排列之。尚未正式公布发表的论著请勿引用。每项文献须依次列举序数，作者姓名，杂志名称、年份、卷期号及起迄页码。正文中所应用参考文献的编号，须与文末参考文献的序号一致，并将序号加上方格号，写在引证处右上角。

七、来稿经审查后，认为内容须加整理修改或未达到清稿定稿要求时，得寄回作者自行修改整理，清稿后再行刊用，不登之稿妥为寄回。一经刊载，酌致稿酬。

八、校样由作者校对一次。文稿务请自留底稿，以便校对。作者接到校样后，应从速校对，以不改动原文为原则，并须于要求的期限内寄回。

九、本刊对来稿有修改权，如作者不愿意，请事先说明。

十、来稿请挂号寄：北京西直门外大街141号中国科学院植物研究所郝遇斌收。

目 录

杂交水稻及其优势利用的生理基础·····	陆定志 (1)
杂交水稻及其生理优势的研究·····	王永锐 (22)
杂交水稻空秕粒生理的研究·····	周嘉槐 张智勇 茆敦俊 徐靖国 (40)
✓植物无机营养的生理生态观·····	胡笃敬 (60)
✓绿色植物光合作用原初过程研究近况·····	梅镇安 (85)
✓植物在逆境条件下乙烯的生成及其生理作用·····	董建国 余叔文 (104)
植物衰老的激素调节·····	韩碧文 (122)
硝酸还原酶钝化蛋白的特性·····	何文竹 赵文恩 汤玉玮 (131)
植物冠瘿病及植物遗传工程研究的进展·····	徐杏阳 (141)
光周期诱导开花过程中植物体内核酸及蛋白质的变化·····	谭克辉 郝迺斌 (153)
壳梭孢素的化学和生理学·····	潘瑞炽 温兆清 (166)
植物组织培养在蔬菜作物上研究与应用的概况·····	周荣仁 (176)
评介赫斯著的《植物生理学》·····	黄宗甄 (193)
罗宗洛教授在海南·····	徐广泽 (199)

杂交水稻及其优势利用的生理基础

陆定志

(浙江农业科学院作物研究所)

1 引言

杂交水稻的培育是世界上农业科学领域内的一个难题。据 Wittwer^[10] 报道水稻杂交种作为商品交换始于 1972 年,但至今未见大面积应用。美、日、意、印等国家开展水稻雄性不育和杂种优势利用的研究已有十多年历史,目前仍停留在理论探讨和小量试验阶段^[1,3,46,47,88,92,99]。日本杂交水稻不育系自 1958 年开始研究^[87]。1966 年就实现了粳型三系配套,现尚处于推广应用的前夜^[94,95,96]。

我国农业科技工作者从 1964 年开始研究,到 1973 年实现三系配套,只经过近十年时间,在世界上首先育成了强优势籼型杂交水稻(以下简称杂交水稻)^[22,24,490]。这不仅丰富了水稻遗传育种的理论和实践,并为水稻大幅度增产开辟了新的途径,在国际上产生了重大影响。国外许多著名的水稻科学家公认我国杂交水稻的研究和推广居世界领先地位。

这里仅就我国近年来杂交水稻生产发展情况,优势表现及其生理基础以及产量优势的生理等方面作一简要的综述。

2 我国杂交水稻生产在调整中发展

近年来,随着农业战线的调整和改革,杂交水稻生产得到进一步发展,并在调整农业布局 and 粮食生产中作出了重大贡献。南方十三省区市这几年由于农业布局的调整,粮食播种面积减少近四千万亩,总产仍能持续增长。这与杂交水稻面积的扩大和单产的提高是分不开的^[20]。

这两年随着杂交水稻栽培技术的提高,高产单位越来越多,不仅千斤公社,一千二百斤大队到处都有,而且涌现出一批千斤县和千斤地市^[14,17,68]。但与南方稻区杂交水稻的高产记录相比较,还有着较大的差距^[19]。江苏省邳县连防公社艾山西大队 1979 年进行单季杂交晚稻南优 2 号高产栽培,面积 1.197 亩,平均单产 1711 斤^[26]。湖南省桂东县农业科学研究所 1978 年探索杂交中稻威优 3 号高产群体结构,面积 1.205 亩,平均亩产 1,601.9 斤^[58]。福建农业科学院 1978、1979 两年在龙海县黎明大队协作开展杂交水稻高产栽培,共有 9 块(次)试验田,一季高产 1,500—1,600 斤。其中 1.06 亩四优 2 号,早季亩产 1,580.8 斤,晚季亩产 1,606.7 斤,双季合计亩产 3,187.5 斤(加上小麦亩产 786 斤,一年三熟亩产达 3,973.5 斤)^[15,74]。浙江省温州市黎明公社巨二 17 队,在 1980 年低温来得早,持续时间长等不利天气条件下,连晚杂交水稻汕优 6 号 1.71 亩高产攻关田,平均每亩 1,457.9 斤^[76]。这

充分地说明了杂交水稻巨大的增产潜力。

3 杂交水稻的优势表现及其生理基础

杂交水稻是把我国六十年代育成的矮秆品种转育成不育系和保持系,把东南亚热带地区育成的国际稻等矮秆品种作为恢复系,进行远距离品种杂交而获得的杂种第一代(F_1)。它往往结合了“三系”亲本生长快、抗性强、适应性广、丰产性好及米质优良等特点,并表现出比亲本或当地常规品种(即纯系稻,下同)较大的优势。主要表现为叶片浓绿厚实,叶面积发展快,干物质积累多;根系发达,吸水吸肥力强,早生快发;分蘖力强,穗多穗大,产量高^[30,41]。有些高产单位,把杂交水稻的优势表现总结为分蘖优势、根系优势和穗粒优势。他们的经验,就是从育秧到栽培管理,都要着眼于充分发挥这三大优势,达到穗多穗大,结实率和千粒重高,从而获得高产^[32]。

但是杂交水稻的优势不论表现在生长、抗性、适应性或高产上,归根结蒂,是稻体内一系列生理活动的总体表现。所以杂交水稻的优势总是和生理代谢及一些生理活性物质密切相关的。现就有关性状进行分析。

3.1 干物质生产

干物质生产(光合产物)是高产的物质基础。据研究,不论营养生长期或生殖生长期,杂交水稻的地上部、根部或其他器官干重均明显高于其三系或常规品种^[2,5,31,42,48,56,78]。

广东省植物研究所生理生化室的研究资料表明^[2],杂交早稻矮优2号和汕优2号不同生育期的单株干物重均高于其父本 IR24,表现明显的干物质生产优势(表1)。

表1 不同生育期植株地上部干物重的变化 (单位:毫克/株)

品种组合	移栽期	分蘖盛期	孕穗期	齐穗期	成熟期
汕优2号	293.5	629.5	2,073.8	3,106.4	4,078.2
矮优2号	381.0	614.5	1,840.8	3,098.2	4,076.4
IR24	169.5	442.0	1,718.4	2,260.6	2,727.4

肖翊华等测定杂交早稻及其三系靠近地面节间单位长度的干重和剑叶干重结果也均高于其相应的三系和对照品种^[31,48]。

颜振德^[78]以南优3号及其父本 IR661 在同样条件下进行高产栽培,发现两者在不同生育阶段物质积累的比例不同。从移栽至幼穗分化的干物重前者为一生总干重的30.7%,而后者只有23.0%;从幼穗分化到齐穗则均为31%左右,但后期干物重的积累量以IR661为高。说明杂交水稻具有明显的前中期营养优势。作者同年从亩产1,400斤以上的三块高产杂交水稻田分析,进一步阐明了高产杂交水稻干物质积累的规律,即分蘖期较快,烤田期缓慢增长,穗分化期复水后积累速度加快,茎叶干重在齐穗期达到高峰,以后由于贮藏在茎鞘中的养分向穗部运转,而使茎叶干重下降,穗干重明显增加,收获时的总干重平均为2,615斤。1979年邳县连防公社艾山西大队^[61]创出单产1,711斤的高产纪录,其生物产量每亩竟达3,607.5斤。可见,干物质生产优势是杂交水稻的重要特征。

3.2 叶面积和净同化率(净光合生产率)

叶面积和净同化率或净光合生产率,是构成干物质生产的两个重要组份,制约着干物质的生产和积累。

若干研究已经查明杂交水稻的叶面积优势并强调这一性状对干物质积累和产量的重要性^[3,5,27,48,60,64,79]。

据黄冈地区农校调查^[60],在同期播种和相同栽培条件下,杂交水稻南优2号单株叶片数为31.7片,而其父本IR24为30.2片。在主要功能叶的叶片长、宽、厚度及其寿命等方面,也明显超过IR24(表2)。

表2 南优2号与IR24主要功能叶长、宽、厚及叶片寿命

品种组合	叶长(厘米)			叶宽(厘米)			剑叶叶厚	剑叶下二叶
	剑叶	倒2叶	倒3叶	剑叶	倒2叶	倒3叶	(厘米/百张叶)	寿命(天)
南优2号	43	56.3	67	2.1	1.6	1.5	0.92	70—75
IR24	39	47.6	46	1.6	1.4	1.2	0.85	68—73

杨昌达等在杂交水稻不同生育期进行调查的结果表明^[27],南优2号分蘖力强,单株绿叶数比常规品种多7—16片,单株叶面积高1.5—3.3倍,叶面积指数各期也比常规品种高5—38%。

颜振德的研究表明^[79],杂交水稻南优3号前中期的干物质生产优势是与叶面积的迅速增长和光合势的明显优势密切相关的(表3)。从栽后至抽穗,南优3号的光合势一直超过其父本IR661,居领先地位,干物质生产也相应处于领先地位。

表3 杂交稻及其父本的光合势与物质生产

项 目	品种组合	栽 后 天 数					
		20	30	40	50	71	81
光 合 势 (万米 ² ·天/亩)	南优3号	0.36	1.08	3.96	6.61	15.71	20.57
	IR661	0.30	0.84	2.22	4.36	11.93	15.78
干 物 重 (斤/亩)	南优3号	71	202	476	656	1,236	1,336
	IR661	50	155	396	508	928	1,296

试验证明,杂交水稻的净同化率也具有明显的优势。武汉大学遗传研究室等^[48]对矮优2号和南优2号主茎剑叶净光合生产率与干物质生产的关系研究指出,杂交水稻抽穗期剑叶的净光合率分别比父本IR24和常规品种高36.2—37.9%和32.5—39.3%。单位面积的干物质生产也相应地比IR24和常规品种高65.9—69.7%和74.8—78.9%。

广西农业科学院栽培研究室报道^[5],杂交水稻汕优2号千斤以上的田块不仅各生育期的叶面积指数比常规稻为大,且各生育期的光合生产率和干物质生产也明显比常规品种高(表4)。

表 4 杂交水稻的光合生产率和干物质生产的关系

品种组合	光合生产率(克/米 ² ·天)*				干物质生产(斤/天·亩)			
	移栽— 幼穗分化	幼穗分化— 孕穗	孕穗—齐穗	齐穗—成熟	移栽— 幼穗分化	幼穗分化— 孕穗	孕穗—齐穗	齐穗—成熟
汕优 2 号	2.8—3.2	2.1—2.6	3.8—4.4	2.6—4.2	8.4—9.8	18.6—26.1	28.5—50.9	19.0—32.5
广选 3 号	2.7—2.8	2.0—2.5	2.5—3.3	2.1—2.8	6.9—7.8	20.4—23.1	20.4—28.1	10.7—14.6

* 原文误为克/厘米²·天——作者注

因此,在高产栽培中,要注意充分发挥杂交水稻的分蘖优势,提高全田的光合势;合理利用其前中期干物质生产优势,使后期的干物质生产保持在一定水平上,以利于提高产量。

3.3 光合速率

杂交水稻单个叶光合速率是否比其亲本高,目前这方面的研究结果还不十分一致。

湖南省杂交水稻科研协作组^[69]自 1975 年来,对“野败”系统十多个组合测定的结果表明,光合速率(幼穗分化、孕穗、乳穗、成熟四个时期)比其父本高 27.77%,比当地推广良种高 64.7%。

广西农学院水稻杂优利用研究小组^[7]分析了南优 2 号、常优 2 号、矮优 1 号三个杂交水稻的光合强度。在生育前期均比对照品种高,生育中期则低于对照品种,但生育后期,不同组合的表现不同。南优 2 号的光合强度仍继续下降;常优 2 号、矮优 1 号及对照品种均有不同程度提高,而常优 2 号和矮优 1 号明显超过对照品种。

肖翊华等^[81]测定的结果,杂交水稻华矮 15A × 5350 在全生育期中,特别是前期,其

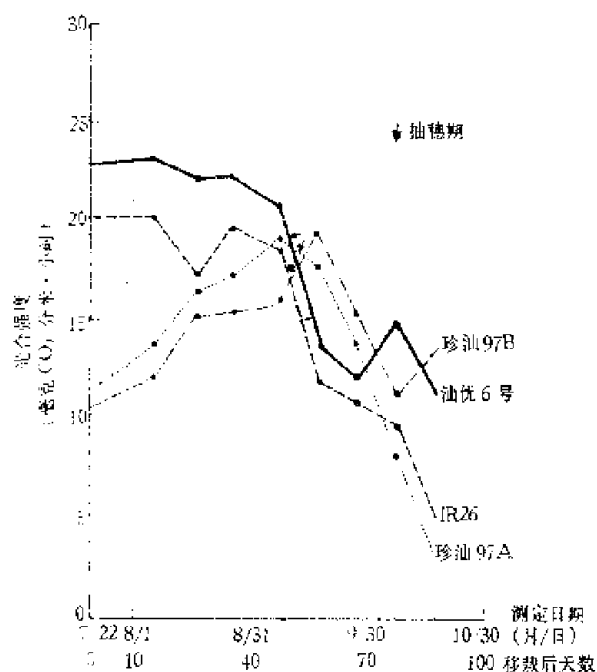


图 1 汕优 6 号及其三系不同生育期光合强度的变化

净光合强度都高于亲本三系。孕穗至齐穗期间, 光合强度明显下降, 但仍比其父本为高, 黄熟期则与其父本相近而略低。

湖南农学院报道^[64], 杂交水稻南优 2 号与对照品种广余 73 相比在乳熟期前较相接近。此后随着生育的进展而急剧下降, 到末期为对照品种的 12% 弱。

我们 1980 年在连晚杂交水稻汕优 6 号的试验中发现^[34], 杂交水稻在前中期光合强度维持在一个较高的水平上, 明显地超过其亲本三系和常规品种。其光合行为基本上与父本 IR26 相似而强度较高。但在抽穗开花期间由于遭到低温胁迫, 光合强度急剧下降。在 10 月初随着气温的回升又出现了一个较低的高峰(图 1)。可见, 杂交水稻前中期的光合优势较明显, 生育后期易受不良环境条件的影响, 优势便变得不明显。这和颜振德^[70]发现的杂交水稻具有前中期明显的干物质积累优势的结果是完全一致的。杂交水稻这种怕冷特性可能是由于其父本 IR26 来自热带地区, 其抗冷性能较差之故。

3.4 呼吸作用和线粒体

呼吸作用是构成干物质生产另一个重要组分。 F_1 代杂交种萌发期间的呼吸优势, 这是从近年来对线粒体的研究中才认识到的。Sarkissian^[93]、McDaniel^[91]、Srivastava^[98] 把线粒体活性高看作是在生化水平上表现杂种优势的操纵机理。我国从 1972 年开始, 也曾在水稻等作物上开展过这方面的研究。在试验过程中既有正的结果也出现负的结果^[29, 69, 72]。看来能否根据线粒体互补选择亲本, 并获得产量优势杂种, 将是对这个理论的真正检验。

除了种子萌发外, 其他发育阶段是否也存在线粒体优势, 几乎没有进行过任何研究。目前关于杂交水稻幼苗期呼吸作用的研究甚少。据湖南农学院杂交水稻利用研究协作组报道^[66], 杂交水稻南优 2 号及其三系种子萌发第 5 天功能叶片的呼吸强度依次为: 恢复系 (IR24) > 保持系 > 不育系 > 杂种 F_1 。说明杂交水稻幼苗期的呼吸作用表现为负向优势。从我们对杂交水稻汕优 6 号及其三系种子萌发过程中呼吸作用动态变化的研究发现^[35], 只有在种子萌发初期, 杂交水稻的呼吸作用随着萌发的进程而迅速加快, 之后便变得缓慢。与三系相比, 杂交水稻的呼吸强度高于不育系和保持系, 低于恢复系 IR26; 但

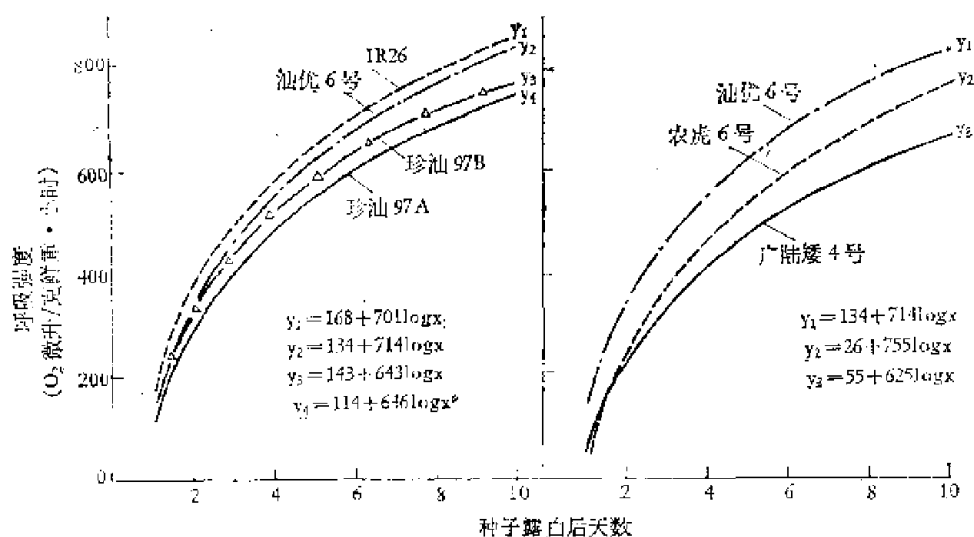


图 2 汕优 6 号及其三系呼吸强度的比较

超过双亲的平均值,属于双亲的中间型。与对照品种广陆矮4号和农虎6号相比,则表现为明显的呼吸优势。我们曾根据实验所得数据,求出曲线回归方程,绘制如图2。看来,杂交水稻萌发初期呼吸速率高,可认为是杂种优势的一个重要特征,与其幼苗的早生快发有着密切的相关。

关于杂交水稻本田期呼吸作用的研究,看来由于组合不同,各地的结果尚不一致^[1,3,31,61,69]。广西农学院水稻杂优利用研究小组对大田杂交水稻南优2号、矮优1号、常优2号不同生育时期呼吸强度测定的结果表明^[3],除南优2号在生育前期略高于对照品种珍珠矮11外,其他两个组合均低于相应的对照品种。但杂交水稻与对照品种间呼吸强度的差异,前期较小,增减不超过5%,中后期差异较大,三个杂交水稻均比常规品种低15—28%,杂交水稻呼吸强度变化的规律是:前期较强,中期明显下降,后期又增强。

湖南省杂交水稻科研协作组^[69]对南优系统组合分析测定,初步发现南优2号及其亲本三系,从种子萌发到乳熟,呼吸强度总的趋势是逐步上升的。但亲本三系上升的幅度较大,南优2号幅度较小。从幼穗分化到乳熟期,呼吸强度依次为不育系>保持系>恢复系>杂种F₁。即以不育系最高,南优2号最低;与常规品种相比,南优2号的呼吸强度显然较低。

他们还发现,不育系的呼吸强度与保持系相近;杂种的呼吸强度与恢复系相近,杂种似受父本的影响较大。其次,在乳熟期,南优2号的呼吸强度比恢复系低13.1%,比不育系低33.2%。但此时它的叶面积系数比三系中最大的恢复系还大38.7%。说明杂交水稻同化面积增大,而呼吸消耗反而减少。可见,在杂交水稻生长发育过程中,呼吸强度达到一定水平后,转而表现为负向优势。这对增加物质积累更为有利。

杂交水稻具有干物质生产优势的另一个原因,就是它的光呼吸比较低^[15,7,31,48,51,61,69]。据上海植物生理研究所等单位报道^[7],杂交水稻南优3号移栽期的乙醇酸氧化酶活性较其父本IR661低34.1%,故光呼吸的无益消耗也少。另外,由于杂交水稻二氧化碳补偿点也较其父本为低,所以干物质生产始终保持着优势。

饶立华在杂交水稻汕优6号孕穗后期和开花灌浆期测定乙醇酸氧化酶活性和光合产物积累量的结果表明^[54],杂交水稻的乙醇酸氧化酶活性为19.0个酶单位,较常规品种115.6个酶单位显著为低。光合产物积累量则相反,杂交水稻为4.53毫克/分米²·小时,而常规品种为2.50毫克/分米²·小时。杂交水稻几乎增加近一倍。

但从各地关于杂交水稻及其光呼吸特性的研究看来,结果尚不一致。有的认为杂交水稻的光呼吸特性与恢复系相近,受父本的影响较大^[31]。也有的认为与不育系相近,受母本的影响较大^[69]。究竟如何,尚有待进一步深入探讨。

总的来说,杂交水稻的干物质生产优势是叶面积、光合作用、呼吸作用相互影响的总体表现。从各地的研究资料来看,关于杂交水稻的干物质生产优势和叶面积优势,结果较为一致,而在光合作用和呼吸作用的研究中,尚存在着不同的看法,甚至还发现有相互矛盾的结果。其原因可能是由于组合的差异,环境条件的影响,以及缺乏准确的测试方法有关,但更重要的可能是由于试验过程中,相互对比的品种组合间生长发育的不同步性所致。一般在光合呼吸的研究中,大多以叶片作为测试的对象。而杂交稻和纯系稻各叶片从出生至伸展进程的不一致,造成各叶片生理成熟度的差异。由于这些因素的影响。试验可能得出正向杂种优势、无杂种优势或负向杂种优势。不仅在各个试验单位间,即使在

同一单位同一试验中也常会产生这种情况。因此,在光合、呼吸研究中,必须测定并掌握特定叶片从出生到成熟至衰老的光合和呼吸速率变化规律,从而可更深入地探索该性状的表现与杂种优势的关系。

3.5 幼苗生长

杂种幼苗生长优势的一个重要表现,就是种子发芽率高,发育快,幼苗生长旺盛,初生根数目多,体积大,干物质积累较快^[30],但目前关于杂交水稻幼苗生长优势的研究报道得较少。

黎启明^[61]对秧田期杂交早稻南优2号分蘖出生的调查发现,南优2号三叶期就开始分蘖,比其父本 IR24 要提早一个叶龄期。黄冈地区农校^[62]调查连晚南优2号分蘖出生情况,也获得同样结果。

实际上,幼苗的生长当从种子萌发开始。种子萌发的第一步是吸收水分,水合作用引起种子里一些水解酶的活化和合成,以后种子便开始发芽。在淀粉种子中淀粉酶大概是一主要的淀粉活化酶^[76]。一般认为,如果杂种种子的活性比亲本高,能将贮藏物质迅速分解,及时供应幼胚生长,即能保证幼苗的生长优势^[30]。下述的研究结果均证实了这种分析。

湖南农学院杂交水稻利用研究协作组^[63]对杂交水稻南优2号及其三系浸种后种子萌发速率和淀粉酶活性的测定结果表明,南优2号萌发最快,恢复系 IR24 次之,再其次是保持系,不育系最慢。他们于萌发后第五天测定种子的 α -淀粉酶活性,结果与萌发速率的趋势相一致。也就是说,南优2号淀粉酶活性最高,萌发最快。

我们的研究也观察到^[32],杂交水稻汕优6号种子萌发过程中胚乳干重迅速减少,而器官总干重却迅速增加,显著地超过三系,表现为明显的器官生长优势。尤其值得指出的是,在器官总干重中,根系优势最为明显。据露白后第10天考查,汕优6号的根干重比其恢复系 IR26 增加24%,比不育系和保持系也分别增加7%和10%。这种根系生长优势,有利于幼苗期从环境中吸收更多养料,为培育壮秧奠定物质基础。但从胚乳转化效率来看,汕优6号的优势并不明显,基本上与三系相近,这可能与呼吸作用中能量的消耗有关(参阅图2)。

一个很重要的问题是,幼苗的生长优势是否与籽粒产量相关。到目前为止还没有肯定的结论。如果在探索幼苗生长优势和产量形成的相关性时,考虑到幼苗生长和产量间起调节作用的各个过程,那么业已报导的幼苗生长与产量之间,有正相关也有负相关就不足为奇了。

3.6 根系活力

目前各地多以 α -萘胺氧化法或伤流量法测定杂交水稻的根系活力,均获得类似结果,即不论幼苗期或本田期杂交水稻的根系活力均超过其亲本三系或推广良种,具有明显的优势^[1,36,37,42,44,48,56]。试验表明,杂交水稻根系活力的变化规律一般是:分蘖盛期较低,幼穗分化期渐高,孕穗期达到最大值,此后又逐渐下降。除不育系的活力高峰推迟到乳熟期外,保持系和恢复系及对照品种基本相似(图3)。说明根系活力随着生育的进展和稻体为代谢类型的转换而减退。但杂交水稻生育后期根系活力的减退较快,下降幅度较

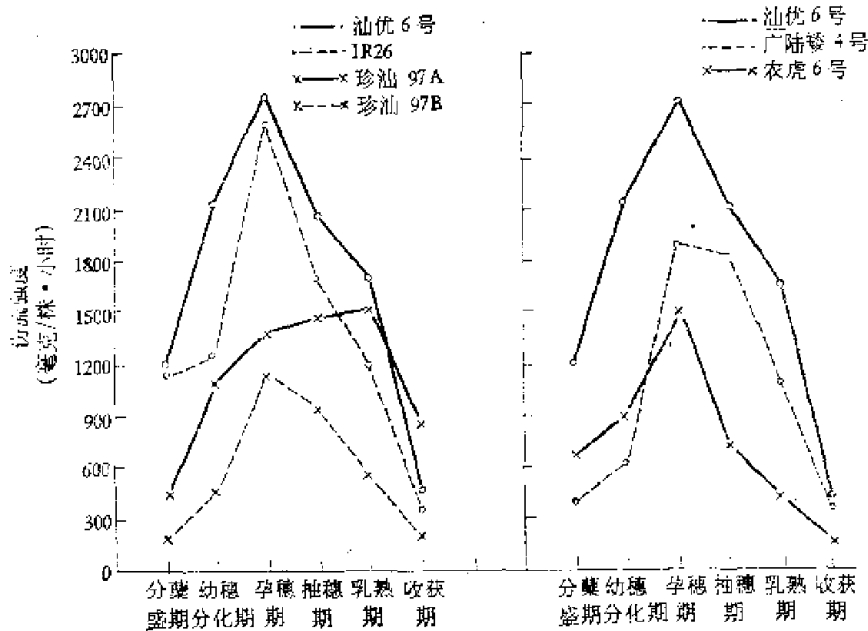


图3 汕优6号及其三系不同生育期伤流的变化

大^[36,37]这与何芳禄等^[42]、郑相穆等^[44]、湖南农学院化学教研组^[64]用不同组合不同方法测得的结果,均具有相同趋势。

杂交水稻抽穗结实期间根系活力的减退,是植株衰老的一种表现。已经证明,籼型水稻抽穗期的伤流强度与叶片老化和产量呈极显著正相关^[43];孕穗期和抽穗期的伤流强度与单位面积颖花数、结实率、千粒重呈显著或极显著正相关^[37]。还有试验报道^[84],水稻每丛根的 α -萘胺氧化能力从幼穗形成期到抽穗期的变幅大小与产量有关。凡是变幅较小,亦即根系活力衰退较慢的品种,每穗粒数和产量均较高,反之则较低。由此可见,测定杂交水稻孕穗期和抽穗开花期间的伤流强度或 α -萘胺氧化量及其下降幅度,可作为诊断根系活力及预测产量的生理指标,亦可作为衡量中后期田间管理措施得当与否的重要尺度。

3.7 根系的生长、吸收和合成

根系活力是根系的生长,水分吸收和营养吸收及有机物合成等生理活动的总体表现。

关于杂交水稻的根系生长优势,各地已有不少报道。不论幼苗期或本田期杂交水稻的根数、根长、根重及发根力均超过其亲本三系或常规品种^[7,31,42,48,56,64,78]。但是这些试验均以整株根系作为研究对象的。吴志强等曾按主茎不同节位分根调查研究发现,高产杂交水稻表根(在表面5厘米土层内作横向或斜上向伸展的根)特别发达。这是一批从主茎第11叶龄*开始至成熟期间发生和长出的根,并可在生育后期继续分枝而长出5次根,而常规品种只有2—3次根^[32]。根系生长优势还表现在扎根深度和在耕作层的分布上。根据

* 第11叶龄似为11节位之误,相当于幼穗分化期。——作者

观察,高产田的扎根深度可达 85 厘米以上,单穴根系分布半径在 60 厘米左右^[60]。从前期水层,中期晒田,后期湿润的高产田收获期测得 20—40 厘米土层中的根干重虽只占总量的 2.61%,但均为白根,生活力很强^[92]。说明优势根系不仅是浮根发达,且直下根(向纵深直下方向伸展的根)生长也良好,从而保证了穗粒优势的充分发挥。这与川田信一郎^[83]关于水稻根系与高产关系的研究结果不谋而合。就是说,亩产稻谷千斤以下的田块,表根起着重要作用,表根的形成量越多,产量越高,说明通过肥水管理可提高产量。而亩产稻谷千斤以上的田块再进一步提高产量,则增加表根以外的根,特别是增加直下根的形成量便变得十分重要,那就需要考虑以改土为中心的高产良田建设才能获得高产。这为杂交水稻的高产更高产提供了技术途径和理论依据。

根系对水分的吸收较为复杂,田间生长的植株,在白天既有主动吸收,又有被动吸收,但在蒸腾作用旺盛时,主要靠被动吸收向土壤吸收水分,因此,一般可以白天耗水量的多少间接地反映植株的被动吸水能力。关于杂交水稻耗水和需水在生理上有无优势,目前报道得极少。莫家让以大田和盆栽相结合的方法研究表明^[56,57],杂交水稻的吸收优势表现在主动吸收和被动吸收较常规品种为强外,还表现在蒸腾系数和田间耗水生产稻谷的效率上。杂交水稻常优 7 号的蒸腾系数为 354,而常规品种色选 2 号为 383;以本田消耗一亩水所生产的稻谷重量来计算生产效率,则杂交水稻比常规品种高 31.8%。在水分供应充足的条件下,杂交水稻和常规品种不同生育期的田间耗水规律基本相似,即从返青至拔节、孕穗期逐渐增大达最高峰,以后逐渐下降。但杂交水稻的耗水强度较高,高峰期持续时间较长,但变幅较小(图 4)。杂交水稻不同生育期的生理需水强度也明显高于常规品种,(图 5)^[59],这为杂交水稻晒田要适度、复水要及时,后期不能断水过早的灌水技术提供了科学依据^[6]。

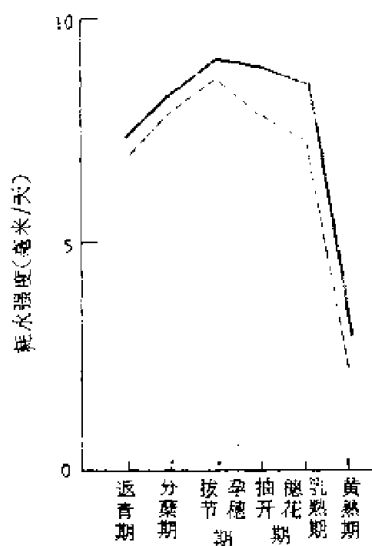


图 4 不同生育期耗水强度的变化

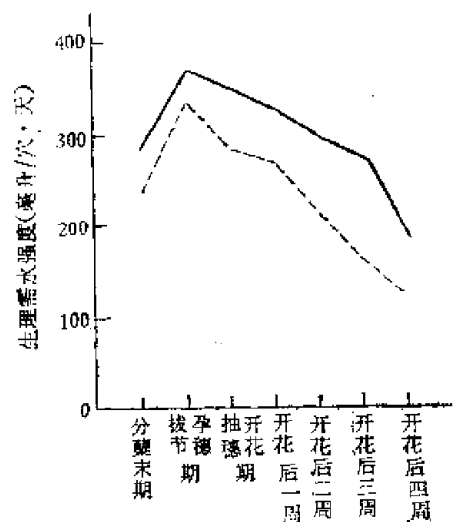


图 5 不同生育期生理需水强度的变化

——常优 7 号 ----包选 2 号

一些用 ^{32}P 进行示踪试验的结果表明,杂交水稻在营养吸收能力上也表现明显的超亲优势^[8,31,42]。但是杂交水稻的营养吸收优势,主要表现在以单株为单位的吸收强度上,而

以单位重量为单位的吸收强度并不显示出优势^[36]。许多关于氮、磷、钾吸收的杂种优势研究,也得到同样结果^[97]。可见,杂交水稻的营养吸收优势主要靠单株的根数和根量的增加而获得。因此加强地上部的生长和提高光合产物的有效性而促进杂种的根系生长,那么即使单位根重的吸收强度不变,也会发现营养吸收优势。另一方面营养吸收优势反过来又必然反映在地上部物质生产的效率上。试验表明^[36],杂交水稻的氮素吸收强度比两个对照品种分别增加 6.1% 和 7.9%;同时氮素生产效率也比对照品种分别增加 12.2% 和 13.9% (表 5)。

表 5 氮素吸收和氮素生产效率的比较

品 种 组 合	N素吸收强度		氮素生产效率	
	微克/株·天	%	毫克干重/毫克N素	%
汕优 6 号(杂交)	215.85	100	39.20	100
早金凤 (常规)	181.05	83.9	34.41	87.8
农虎 6 号(常规)	198.89	92.1	33.75	86.1

注: 箱液培养。

根据报道,杂交水稻对土壤有效氮的吸收利用率也高。在同一土壤中,杂交水稻比常规品种吸收较多的氮素,在相同的施肥条件下,杂交水稻较常规品种产量高^[6]。根据不同生育阶段吸收氮、磷、钾的研究,进一步表明杂交水稻成熟期间吸收氮素很显著,一般杂交早稻亩产千斤稻谷收获时约需吸收 18.2—19.5 斤氮素^[9,33];连晚杂交水稻约需吸收 16 斤左右氮素^[41],但其中四分之一是在抽穗以后吸收的^[33,67]。这可使植株在生育后期维持较高氮素水平,确保较多的活叶进行活跃的光合作用,从而减轻谷粒从植株其他部分运转氮素的压力,有利于青秆黄熟,防止早衰。杂交水稻对磷钾的吸收量也很大,从分蘖至孕穗期可吸收 40—50% 的磷素和钾素,齐穗后还吸收 30% 左右的磷素和 20% 左右的钾素^[33,67]。这也有利于光合功能的充分发挥,有利于光合产物的运转,从而促进抗倒伏、防病,提高结实率和千粒重。因此只有根据杂交水稻吸肥需肥特点,作出相应的措施,才能充分发挥其优势^[6]。

关于杂交水稻根系有机物合成优势的研究较少,据广西农学院报道^[4],杂交水稻开花期能合成 13 种氨基酸,而对照品种在同期只能合成 8 种氨基酸。杂交水稻开花期合成和上运的氨基化合物总量比对照品种增加 33.5%;乳熟期几乎增加 9 倍。说明杂交水稻的氮素代谢比一般品种旺盛,这可能是高产杂交水稻生育后期含有较高的氮素浓度,具有较强的发根能力的重要内因之一。众所周知,根系还能合成和细胞激动素等具有保绿和延缓叶片衰老作用的生理活性物质^[38,89]。但关于杂交水稻根系合成生理活性物质的报道至今尚是个空白。

综合所述,杂交水稻的干物质生产优势和产量优势,很大程度上与根系活力优势密切相关。因此在高产栽培上采取合理措施,促进根系生理优势的充分发挥,特别要注意维持生育后期较强的根系活力,应是夺取杂交水稻高产的重要环节。

4 杂交水稻的产量优势及分析

4.1 产量优势与产量组份(构成因素)

潘熙淦等^[73]1980年选用各地近年来生产上推广的杂交组合29个,在相同的栽培条件下进行对比试验,并用不同方法,进行杂种优势分析*,结果表明:杂交水稻的单株产量在供试的29个组合中有28个超亲,占96.55%,其中18个组合(占62.07%)达到统计上的显著差异水平;杂交水稻的杂种优势为五成左右,超亲优势和对照优势为三成左右,其中威优6号、汕优2号、军优9号表现较为突出,其对照优势高达27.26—52.50%。这充分说明杂交水稻产量优势的普遍存在。

但要提高杂交水稻的产量,必须使产量组份或产量构成因素(单位面积穗数、每穗粒数、结实率和千粒重)同时提高。可是实际上,单位面积总粒数提高则结实率降低^[31,50,61,62,75,80]。因此有必要弄清各个产量组份的优势表现及其与产量的关系。

四川农业科学院作物研究所水稻栽培室分析不同品种类型高产穗粒结构表明^[42],常规矮秆品种比高秆品种产量高31.3—95.8%,两者间每穗粒数和千粒重相差甚微,主要的差异是矮秆品种的穗数比高秆品种多67.5—77.7%。杂交水稻的产量又比矮秆品种高11.2—32.1%,比高秆品种高73.6—117.9%;每亩穗数比矮秆品种低21.5—29.6%,比高秆品种高29.2—46.3%,大体上界于两者之间。而每穗粒数却分别较矮秆和高秆品种高18.0—30.9%和18.4—34.3%;千粒重也分别高9.2—12.0%和4.0—5.6%(表6)。可见杂交水稻的产量优势是在一定穗数基础上,通过大穗优势而获得。

表6 杂交水稻和常规品种的穗粒结构比较

品种类型	有效穗 (万/亩)	每穗实粒数 (粒)	千粒重 (克)	亩产 (斤)
高秆品种 (1962—1963)	10.8—15.4	83.6—113.1	25.0—26.6	461—713
矮秆品种 (1964—1965)	19.2—25.8	85.8—113.5	23.8—25.1	903—976
杂交中稻 (1976—1979)	15.8—19.9	112.3—133.9	26.0—28.1	1,004.3—1,289.5

据潘熙淦等^[73]报道,在构成产量的有效穗及每穗粒数性状方面,供试的各杂交组合均有较强的杂种优势。尤其是每穗粒数,表现正向超亲,是产量组份中优势较强的组合;千粒重虽表现正向优势,但程度较弱;结实率则有相当组合表现出负向优势,或优势较弱。可见,杂交水稻的产量优势是靠穗大粒多而获得。李义珍等^[23]在探索杂交水稻高产规律的试验中也获得类似的结果。产量组份中,每亩穗数和每穗粒数,特别是两者乘积的每亩总粒数与亩产相关最为密切。他们连续三年测得的单相关系数(r)依次为0.827**、0.989**和0.867**。均达到极显著水平。

$$* \text{ 杂种优势 (\%)} = \frac{F_1 - M_p}{M_p} \times 100; \text{ 超亲优势 (\%)} = \frac{F_1 - Ph}{Ph} \times 100; \text{ 对照优势 (\%)} = \frac{F_1 - CK}{CK} \times 100$$

上式中 F_1 为杂种一代, M_p 为双亲平均值; Ph 为高值亲本; CK 为对照品种。

黄丕生等^[60]根据密肥和丰产试验中,汕优2号、南优2号、赣优2号及其父本IR24的穗数、每穗粒数、结实率作相关关系分析的结果,进一步阐明了三者的关系:即当结实率一定时,穗数与每穗粒数呈负相关;当穗数一定时,每穗粒数与结实率呈负相关,其偏相关系数均达到显著或极显著水平,而IR24却不显著。这说明大穗降低结实率的效应要比多穗大。

据观察^[18,50,77],杂交水稻的穗型优势主要表现在二次枝梗的数量和着粒上。一般大田杂交水稻的一次枝梗的数量较为稳定,变幅在8—12个左右;而二次枝梗数量大,着粒多,一般有30—35个左右,粒数约占总粒数的55%左右。因此,二次枝梗的增加就会使穗型变大。但是二次枝梗空秕现象较为严重,与一次枝梗相比,二次枝梗的结实率约低14.6%。穗型越大,二次枝梗占总粒数的比例越大,结实率就越低。从徐州地区亩产1,300—1,500斤高产田产量构成因素的分析看出^[77],在每亩18—20万穗的情况下,每穗实粒数一般能达到135—150粒;穗数过多,则每穗实粒数下降。不同田块穗数变幅为每亩15.5—24.7万穗,但每亩总实粒数变幅则较小,只在每亩2,299—2,886万粒之间。这说明杂交水稻的穗粒矛盾还是较易协调的。关键在于要考虑在适当大穗基础上最大限度地提高结实率,使两者的水平同时提高,这样高产才能变为现实(表7)。

表7 杂交水稻不同产量水平的每亩总粒数和结实率

组 合	季别	亩产(斤)	总粒数万/亩	结实率%	试验地点
汕优6号	连晚	1,000—1,300	2,500—3,000	85—87	浙江省温州地区 ^[42,77]
南优2、南优3号	中稻	1,300—1,500	3,400	80—85	江苏省徐州地区 ^[77]
南优2号	单季	1,500—1,700	3700	85—90	江苏省邳县 ^[60]

4.2 产量优势的生理分析

要阐明杂交水稻的产量优势,必然涉及产量生理分析问题。这里主要探讨既促进干物质生产增加,又使产量提高的组分,并研究干物质生产与影响产量的物质分配间的关系。

$$\text{经济产量} = \text{生物产量} \times \text{经济系数}$$

这早已为人们所熟知,就是说任何经济产量(例如谷粒产量)的提高,都是生物产量(总干物质积累)和经济系数(K)增加的结果。换言之,提供光合产物的源(叶)和受容产品的壑(谷粒)间的互补平衡,必然获得增产;两者中任何一方受到限制,必将限制增产。因此,要获得高产,必须使源、壑强度同时提高。这里所谓源、壑强度,主要包括源、壑的大小和活力^[100]。从前述的资料看来,杂交水稻的源、壑显然都是增加的,进一步提高两者的生活力,协调它们间的相互关系对发挥杂交水稻的产量优势显得更为重要。下面将叙述近年来有关的一些研究结果。

4.2.1 叶面积和叶姿与干物质生产

颜振德^[77]对杂交水稻南优3号高产田和一般田叶面积动态变化的研究表明,高产田叶面积变化特点是前期增长快、高峰期长,后期下降缓慢。据测定叶面积指数于栽插后30天即达2.5,幼穗分化期达4.5,孕穗期达高峰7.4。而后平稳下降;叶面积指数维持在