

# 水稻生理育种

王永锐 编著



科学技术文献出版社

# (京) 新登字130号

## 内 容 简 介

本书系统地阐述了水稻在株形育种的基础上进一步开拓生理育种的理论和技术。内容包括：我国水稻株形育种和生理育种概况；水稻高产育种与水稻品种的光合特性，作物生长率和干物质生产，光合产物的运转、分配，源、库关系，营养吸收、利用， $^{32}\text{P}$ 和 $^{14}\text{C}$ 同位素示踪，细胞匀浆互补同工酶分析，硝酸还原酶活力，耐盐碱水稻品种生理，耐冷性和耐旱性等因素的关系。书中的小结还讨论了水稻在株形育种的基础上进行生理育种的重要意义及前景。

本书可供水稻科研单位的育种家、栽培学家、农业科研人员、大专院校有关专业师生参考。

## 图书在版编目 (CIP)

水稻生理育种 / 王永锐编著. — 北京：科学技术文献出版社，1995.6

ISBN 7-5023-2449-6

I. 水… II. 王… III. 水稻—遗传育种 IV. S511.032

中国版本图书馆CIP数据核字 (94) 第13382号

科学技术文献出版社出版

(北京复兴路15号 邮政编码100038)

北京建外印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

1995年6月第1版 1995年6月第1次印刷

787×1092毫米 32开本 16.75印张 360千字

科技新书目：342—117 印数：1—1500册

定价：17.00元

# 序 一

水稻是我国主要粮食作物，从本世纪50年代至今，我国水稻产量逐年提高，促进了人民生活的改善和社会主义建设事业的发展。回顾数十年水稻良种培育和生产的历程，我们深刻地认识到要有效地提高单产，培育和推广良种是极为重要的一环。国内外水稻育种家经长期艰苦努力创立了水稻株形育种或称理想株形育种的理论与技术，培育和推广了大批高产良种，为人类作出巨大贡献。我国农业科学家在这一领域不断推陈出新，成绩卓著，世人称道，举世瞩目。

20多年来，植物生理学、生物化学和生物物理学等学科的理论与技术的发展十分迅速，对水稻育种工作的渗透和影响越来越明显，大量的研究报道和生产经验均指出，具有理想株形的水稻品种，其单产明显高于非理想株形的品种。但同属理想株形的品种，在相同栽培条件下，尽管熟期相近，单产差别仍很大，究其原因，品种间主要存在物质生产性能的差别，稻株内物质分配合理性的差别，根活力和营养效率的差别，抵御不良环境能力的差别，等等，从而启示人们：在重视理想株形的基础上，还应深入了解其优良生理性状，由表及里，似更有利于水稻良种的选育。

王永锐教授以敏锐的学术眼光，洞察水稻理想株形与优良生理性状相结合的重要性，认为株形育种并不是水稻高产育种的终点。关于水稻育种的理论和技术，希望在原来的基础

上勇敢地、更全面地再作探索。多年来，他努力研究，积累了许多宝贵资料，同时，汇集国内外研究者的成果写成此书，十分难能可贵。它不仅丰富水稻育种的理论和有利于提高育种技术水平，而且还促使人们认识水稻育种应是多学科专家共同努力的领域。除水稻专家之外，至少还有植物生理学、生物化学、生物物理学和计算机科学等方面的专家应协同工作，才能更快地育成高产和超高产水稻品种。

《水稻生理育种》是拓宽和深化水稻育种学术领域的一部开创性学术专著，它将随科学技术的发展而不断充实与提高。我从事水稻生理学教学与研究多年，阅读此书，非常高兴，不仅为其新颖的学术思想动情，还为其较全面、翔实的内容而欢欣。因而由衷地感谢作者为我国日益兴旺的学术园地呕心沥血地栽种新花。我想此书的出版，对水稻育种和植物生理生化工作者有指导和参考价值。此书可供农科大学有关专业和生物系专业的大学生、研究生作教材和教学参考书。农业科技人员和农村基层干部认真阅读此书，能增长知识，开阔视野，对水稻良种的认识、鉴别和推广大有裨益。

莫家让

于广西南宁

广西农业大学

1994. i

## 序 二

读《水稻生理育种》得到很大鼓舞。一是高兴我国育种家在世界上最早开展水稻矮秆株形育种，且最早取得矮秆、半矮秆水稻优良品种至今遍布全国的东、西、南、北各地，使我国的粮食生产和粮食产量不断提高，人民需要的粮食日益得到满足；二是赞同并欣赏水稻育种理论和育种途径不以矮秆、半矮秆株形育种或理想株形育种为终点的观点，而应该把株形育种进一步与生理育种紧密结合进行试验、研究，方可能获得高产、更高产的水稻优良品种。

我从事水稻高产栽培和良种选育的教学和研究工作已有30多年，也发现同样是矮秆、半矮秆的不同水稻品种，在同一地区的相同栽培条件下种植，其中有的穗大、粒多、粒饱，结实率高，叶色好，叶片转色顺调，根系多，再生根也多，抗冷、抗旱等抗逆性强，谷产量高；而另一些品种的叶片转色不顺调，转色规律性不明显，谷粒充实度低，空秕粒较多，抗逆性弱，谷产量低。显然，不同水稻品种或品系存在严格的生理差异，这正如该书所写的内容一样。我们知道，不同的水稻品种各具有它们的遗传基因型，各自具有特定的生理性状和形态性状是它们各自具有的遗传基因型的表达。因此，考察和选育高产水稻品种就不但要从植株形态着手，还要分析它们的生理性状差异，才可能事半功倍，节约育种的时间、人力、物力，加快育成高产新品种。

《水稻生理育种》一书是王永锐教授在长期从事植物生理学和水稻高产生理学教学和研究工作中积累的教学及科研成果，是一部开创性的学术专著。书的内容新颖、丰富，给我国水稻育种理论和技术提出了新内容、新途径和新技术，具有科学性、先进性和社会效益。该书搜集了国内外大量文献资料，且以突出我国的研究成果和他本人的研究成果为主，这是一个重要特点。国际水稻研究所（IRRI）Gurdev Khurs博士1993年7月13日给王永锐教授的信中说，他们的多个研究室有这方面的调查研究，但尚未开展水稻生理育种的研究工作。国际水稻研究所副所长 Kenneth S. Fisher 博士于1993年7月23日也给王教授写信：“正如 Dr. Khurs 所说，我们尚未有人员做这方面的研究工作”。这就可以预言：

《水稻生理育种》一书的问世，不但在我国是属首部，是我国科学之春园地里千万朵花丛中一朵新开的花，在国际上也会“引人注目”，亦会起到“寸草春晖”的作用。

该书对稻米品质、营养方面的内容尚未涉及，据说是由于国内外这方面的研究文献虽较多，但尚欠系统。这就有待作者今后再版该书时补充，或由有关学者的专著论述。

最后，我还以为该书可作为大专农业院校生物学系、农学系学生的教材或补充教材，硕士研究生和博士生的教材或重要参考书，也可供水稻育种家、农业科技人员和相关学科的学者们阅读、参考，共同促进我国科学园地万紫千红，蓬勃发展。

周天生

写于广州

仲恺农业技术学院

1994年春节

## 前 言

近30多年来,水稻高产育种的成果主要来自株形育种 (Breeding of Plant Type), 或称理想株形育种 (Breeding of Ideal Plant Type)。它对我国和世界粮食生产贡献很大。我国在矮秆水稻品种刚出现的50年代, 水稻亩产平均为163.6公斤, 而到1982年为325.0公斤, 增长近1倍。1982年的水稻亩产比1949年(亩产146公斤)增长1.2倍(《中国稻作学》, 1986年, 农业出版社)。这是由于矮秆水稻新品种具有株形理想、紧凑、植株半矮秆(95—115厘米)、茎秆硬直, 叶片挺举, 抗倒伏, 而获得明显增产。

然而株形育种并不是水稻高产育种的终点。高产水稻品种除了必须具有理想株形外, 还要具备优良的生理性状。这些性状主要是: 1. 物质生产性能强, 即: 叶片叶绿素含量高、PS II 原初光能转化率高、叶绿体电子传递速率高及潜在活性大、光合速率强; 2. 物质分配合理, 也就是光合产物运输分配合理, 稻穗库容量大, 库容充满率高, 而茎叶运输组织的机能强、维管束大、维管束数量多, 促进物质运输的植物激素调节合理; 3. 根活力和营养效率高, 根系活力和吸水、吸肥能力强, N、P、K 等营养利用效率高, 促进植株生长发育正常、旺盛, 促使成熟后期的根叶衰老延缓、功能延长; 4. 抵御不良环境的能力强。高产水稻品种还应具有耐冷、抗旱、抗倒、抗盐和抗病虫害等的抗御逆境能力强。

的特性。上述这些性状在株形育种中是不能体现出来的。因此，同是矮秆稻种，就有矮秆高产和矮秆非高产水稻品种之分。

我国从50年代起，通过杂交育种成功地选育了不少理想株形高产水稻品种。而从60年代开始，我国就开展水稻生理育种和生态育种的研究工作，对矮秆水稻高产品种和非高产品种做了大量的生理生化分析、研究，获得了不少研究数据。本书论述水稻育种生理和水稻生理育种的理论、方法，指出水稻理想株形育种还必须紧密结合水稻生理育种，把现代科学分析技术和生理生化学科的理论、技术进展应用到水稻育种上来，才能进一步促使水稻育种达到高产、更高产和超高产的目的。在目前条件下，强调和重视水稻生理育种工作中的生理生化分析和研究，对今后水稻增产是十分必要的。

我国的水稻品种高产生理的分析、研究成果很多，国外这方面的资料也不少，为适应研究工作、培养研究生和编写研究生教材及参考书的需要，我们把这些资料加以综合写成《水稻生理育种》一书，在国内外是一新尝试。刘振业等著有《作物高光效育种》（1979，农业出版社）、《光合作用的遗传与育种》（1980，贵州人民出版社），张旭等著有《水稻生态育种》（1991，农业出版社），分别从高光效在选育种中的应用以及生态适应性的角度出发编写而成。本书内容与他们并不雷同。但限于我们的水平，书中错误和不足之处在所难免，诚恳地欢迎同行专家和读者批评指正。

本书在写作过程中，陈平同学（硕士生）协助收集资料，刘启华、郭子杰、李卫军、张以顺同学（后三位为硕士

生)协助缮写,潘晓华、唐建军同学(在学博士生)和宋松泉博士提出宝贵意见,周洁同学(硕士生)协助英文文献目录和外国人英文名字打字。同时得到中山大学生命科学学院生物学系资料室同志和黄成贤同志的热情支持和鼓励,在此一并致以衷心感谢。

王永锐

于中山大学(广州)

1994年1月

# 目 录

|                                                  |             |
|--------------------------------------------------|-------------|
| <b>第一章 我国水稻株形育种和生理育种 .....</b>                   | <b>(1)</b>  |
| 第一节 我国水稻选育种简介 .....                              | (1)         |
| 第二节 水稻矮秆育种和理想株形育种 .....                          | (6)         |
| 第三节 水稻生理育种概念的提出 .....                            | (9)         |
| 第四节 水稻生理育种的内容 .....                              | (13)        |
| 第五节 水稻生理育种的研究前景 .....                            | (18)        |
| 主要参考文献 .....                                     | (20)        |
| <b>第二章 水稻品种的光合特性与高产育种 .....</b>                  | <b>(23)</b> |
| 第一节 水稻叶片的光合速率与育种 .....                           | (25)        |
| 第二节 水稻叶绿素含量与育种 .....                             | (45)        |
| 第三节 叶绿素PS II 原初光能转化效率和潜在活性<br>与育种 .....          | (51)        |
| 第四节 水稻的 LAI 与育种 .....                            | (55)        |
| 第五节 水稻 LAD 和光合生产率与育种 .....                       | (63)        |
| 主要参考文献 .....                                     | (66)        |
| <b>第三章 水稻作物生长率和干物质生产与高产育<br/>        种 .....</b> | <b>(70)</b> |
| 第一节 水稻的生长率与育种 .....                              | (71)        |
| 第二节 水稻生长率与丛生快长型育种 .....                          | (77)        |
| 第三节 水稻干物质生产 .....                                | (88)        |
| 第四节 水稻干物质生产与育种 .....                             | (90)        |

|            |                                  |       |
|------------|----------------------------------|-------|
| 第五节        | 水稻作物生长率和干物质生产在高产育种<br>中的意义 ..... | (96)  |
|            | 主要参考文献 .....                     | (100) |
| <b>第四章</b> | <b>水稻光合产物的运转、分配与高产育</b>          |       |
|            | <b>种</b> .....                   | (103) |
| 第一节        | 水稻光合产物的运转、分配特性 .....             | (103) |
| 第二节        | 水稻光合产物运转分配的品种间差<br>异 .....       | (114) |
| 第三节        | 水稻蛋白质和总氮量的品种间差<br>异 .....        | (127) |
| 第四节        | 水稻成熟期间茎鞘物质向稻谷运转率与育<br>种 .....    | (131) |
| 第五节        | 水稻各节间干物质变化和“两段式灌浆”<br>与育种 .....  | (137) |
|            | 主要参考文献 .....                     | (143) |
| <b>第五章</b> | <b>水稻的源、库关系与高产育种</b> .....       | (146) |
| 第一节        | 源、流、库概念的提出与水稻高产育<br>种 .....      | (146) |
| 第二节        | 粒/叶比与水稻育种 .....                  | (149) |
| 第三节        | 鞘/叶比与水稻育种 .....                  | (170) |
| 第四节        | 谷/草比和经济系数与水稻育种 .....             | (174) |
| 第五节        | 经济产量和生物产量与水稻育种 .....             | (178) |
|            | 主要参考文献 .....                     | (181) |
| <b>第六章</b> | <b>水稻营养吸收、利用与高产育种</b> .....      | (186) |
| 第一节        | 水稻对营养元素吸收、积累和利用效率与<br>水稻育种 ..... | (187) |

|            |                                                                                |              |
|------------|--------------------------------------------------------------------------------|--------------|
| 第二节        | 水稻品种的稻谷产量和氮肥利用率与育<br>种.....                                                    | (193)        |
| 第三节        | 水稻对磷素营养的吸收、利用与育<br>种.....                                                      | (203)        |
| 第四节        | 水稻对钾素营养的吸收、利用与育<br>种.....                                                      | (210)        |
| 第五节        | 水稻耐低 Zn、Fe 营养与选育种.....                                                         | (226)        |
|            | 主要参考文献.....                                                                    | (227)        |
| <b>第七章</b> | <b><math>^{32}\text{P}</math> 和 <math>^{14}\text{C}</math> 同位素示踪与高产育种.....</b> | <b>(231)</b> |
| 第一节        | $^{32}\text{P}$ 和 $^{14}\text{C}$ 同位素示踪技术与选育<br>种.....                         | (232)        |
| 第二节        | $^{32}\text{P}$ 在分蘖分布与谷产量和选育种.....                                             | (235)        |
| 第三节        | $^{14}\text{C}$ 在分蘖分布与谷产量和选育<br>种.....                                         | (237)        |
| 第四节        | $^{14}\text{C}$ 在乳熟期示踪试验与谷产量和选育<br>种.....                                      | (239)        |
| 第五节        | $^{14}\text{C}$ 从乳熟期剑叶输出率与谷产量和选育<br>种.....                                     | (239)        |
| 第六节        | $^{14}\text{C}$ 在稻穗的输入积与谷产量和选育<br>种.....                                       | (242)        |
| 第七节        | 应用 $^{32}\text{P}$ 和 $^{14}\text{C}$ 示踪技术预测谷产量的原<br>理.....                     | (244)        |
|            | 主要参考文献.....                                                                    | (246)        |
| <b>第八章</b> | <b>细胞匀浆互补与水稻高产育种.....</b>                                                      | <b>(248)</b> |
| 第一节        | 细胞匀浆互补测定杂种优势的原<br>理.....                                                       | (248)        |

|     |                     |       |
|-----|---------------------|-------|
| 第二节 | 细胞匀浆氧化活性互补与水稻杂种优势   | (251) |
| 第三节 | 细胞匀浆的 ATP 含量与水稻杂种优势 | (256) |
| 第四节 | 细胞匀浆互补法测定杂种优势的应用前景  | (259) |
|     | 主要参考文献              | (260) |
| 第九章 | 水稻的同工酶分析与高产育种       | (261) |
| 第一节 | 同工酶分析作为水稻选育种新技术概况   | (261) |
| 第二节 | 水稻同工酶带谱与水稻杂种优势      | (262) |
| 第三节 | 水稻生殖器官的同工酶与杂种优势     | (286) |
| 第四节 | 杂交水稻谷产量优势的同工酶世代遗传   | (291) |
| 第五节 | 酯酶同工酶带分子杂交与杂种优势     | (293) |
|     | 主要参考文献              | (296) |
| 第十章 | 水稻硝酸还原酶活力与高产育种      | (293) |
| 第一节 | 硝酸还原酶的特性及作用功能       | (298) |
| 第二节 | 硝酸还原酶活力的诱导和调节       | (301) |
| 第三节 | 硝酸还原酶活力与 ATP 形成     | (305) |
| 第四节 | 硝酸还原酶活力与施氮量和叶绿素含量   | (306) |
| 第五节 | 硝酸还原酶活力与水稻耐肥性       | (308) |
| 第六节 | 硝酸还原酶活力与作物育种        | (314) |

|                                 |              |
|---------------------------------|--------------|
| 主要参考文献·····                     | (321)        |
| <b>第十一章 耐盐碱水稻品种生理与高产育种·····</b> | <b>(324)</b> |
| 第一节 耐盐碱水稻品种选育的意义·····           | (324)        |
| 第二节 耐盐碱水稻作物的生理生化特性·····         | (326)        |
| 第三节 耐盐水稻品种的选育·····              | (341)        |
| 第四节 耐铁毒水稻品种筛选·····              | (352)        |
| 第五节 耐铝毒水稻品种筛选·····              | (353)        |
| 第六节 耐盐(钠)害水稻品种筛选·····           | (356)        |
| 第七节 耐铝毒水稻品种筛选·····              | (360)        |
| 主要参考文献·····                     | (361)        |
| <b>第十二章 水稻的耐冷性与高产育种·····</b>    | <b>(365)</b> |
| 第一节 植物耐冷性的生理基础·····             | (366)        |
| 第二节 耐冷水稻的光合特性·····              | (375)        |
| 第三节 植物激素与水稻耐冷性·····             | (386)        |
| 第四节 水稻耐冷性鉴定的温度指标·····           | (395)        |
| 第五节 水稻耐冷性鉴定的形态指标·····           | (415)        |
| 第六节 水稻耐冷性鉴定的生理生化方法·····         | (422)        |
| 主要参考文献·····                     | (451)        |
| <b>第十三章 水稻耐旱性与高产育种·····</b>     | <b>(460)</b> |
| 第一节 水稻耐旱性概念及适应机理·····           | (462)        |
| 第二节 叶片和气孔性状与水稻耐旱性·····          | (473)        |
| 第三节 水稻根性状与耐旱性·····              | (484)        |
| 第四节 植物生长调节物质与作物耐旱性·····         | (488)        |
| 第五节 游离脯氨酸与水稻耐旱性·····            | (492)        |
| 第六节 作物耐旱性与物质代谢·····             | (498)        |
| 第七节 水稻旱害临界生长期·····              | (499)        |

|                             |       |
|-----------------------------|-------|
| 第八节 耐旱性水稻品种的选育.....         | (501) |
| 主要参考文献.....                 | (505) |
| 结语.....                     | (513) |
| 一、从水稻株形育种到水稻生理育种.....       | (513) |
| 二、水稻生理育种为何要在株形育种的基础上进行..... | (515) |
| 三、水稻生理育种的内容比理想株形育种内容丰富..... | (516) |
| 四、开展水稻生理育种研究的重要意义及其前景.....  | (518) |
| 五、水稻高产育种的其他技术、途径.....       | (519) |
| 主要参考文献.....                 | (519) |

# 第一章 我国水稻株形 育种和生理育种

## 第一节 我国水稻选育种简介

### 一、我国古代水稻作物选留种

我国公元前已有“诞降嘉种”“维秬维秠，维摩维芑”的记载（《诗经》）。嘉种就是当时优良品种的概念。又如《毛传》说：“后熟曰重，先熟曰穆，先种曰植，后种曰穉”，这也反映当时已有早熟、晚熟、早播、晚播的不同品种概念。《诗经》中把当时农作物大致分为三大类：即禾谷类、谷类和麻类。

在《周礼》一书记载“司稼（农官）掌巡邦野之稼，而辨穄、稭之种，周知其名与其所宜地以为禀而县于邑闾”。即是说，农官区分穄是生育期长的迟熟品种，稭是生育期短的早熟品种，各适宜在何地、何时种植，使大家明白如何种植。这也是我国古代有不同品种概念的又一个例证。

《诗经·小雅大田篇》记述“既种既戒，既备乃事……既坚既好，不稊不萎”。郑云解释说：这是“择种之善，民力之专，时气之和致之。”

“汜胜之书”（公元前32—前7年）记述采用穗选法，可以提高种子质量和保证播种后全苗。如“取麦种：候熟可获，择穗大强者”，“取禾法：择高大者，斩一节下，悬高燥处，苗则不败”。《汜胜之书》还有采用嫁接法，以改变

作物品种的最早记载。

贾思勰（公元5世纪末至6世纪中叶）所著《齐民要术》强调种子优劣与产量、品质有密切关系，提出选择“好穗纯色”和注意“留种”，植株妥当保存，另外种下，以备翌年用种，这就是现今的留种田。采用这个方法留种和繁育良种，就可以避免“用混杂谷种，出苗迟早不一，收获量低”，还提出用嫁接法改良品种等。这是一个比以往更系统、更先进的方法，在我国和世界作物选育种史上，写下了光辉的一页。

贾思勰《齐民要术》中的“相马五脏法”和李时珍（1518—1593）的《本草纲目》的“黑骨鸡选择法”，不但注意到动植物的一般变异，而且发现了相关变异，这使达尔文大为震惊。达尔文在《物种起源》（1859）一书中叙述，“我看到一部中国的百科全书，清楚地记载着选择原理”。在《动植物在家养下的变异》一书中又叙述，“中国人曾经应用这些相同原理于各种植物和果树上”，大力赞扬我国古代劳动人民在动植物人工选择方面所取得的成绩。

《陈旉农书》（公元1149）最早叙述南方水稻种植技术和管理，包括整地、育苗、中耕除草、烤田灌溉和因土施肥等。

《王祯农书》提出“每年要选取坚粟无秕种子做种。”

徐光启（1562—1633）《农政全书》中提倡培育良种，他认为种植作物“择种为第一义，种一不佳，即天时、地利、人力俱大半弃掷矣。”

宋应星著《天工开物》（1637）记述培育优良水稻品种和杂交蚕蛾的方法。

清朝陈淏的《天镜》（1662—1722年间）记述“人、力