

杂交水稻生理基础

莫家让 编著



农业出版社

杂交水稻生理基础

莫家让 编著

农业出版社

杂交水稻生理基础

莫家让 编著

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 32 开本 10.625 印张 219 千字

1982 年 3 月第 1 版 1982 年 3 月北京第 1 次印刷

印数 1—13,000 册

统一书号 16144·2406 定价 1.10 元

前 言

杂交水稻的育成和推广，是我国农业科研工作中一项具有世界先进水平的重大成就。为了进一步发挥杂交水稻的增产潜力，需要从基础理论和栽培技术方面进行研究，解决存在的一些问题。多年来，许多同志对杂交水稻生理研究，在萌发生理、壮苗培育、呼吸作用和光呼吸、光合性能、水分利用、矿质吸收、物质转运、开花结实和产量形成等方面，取得了一些成果。现将这方面的资料，初步搜集，编写成册，供从事杂交水稻科研和生产的同志、农业院校师生参考。

由于杂交水稻大面积推广的时间不长，许多生理问题的探索和研究还不够全面、不太深刻，对杂交水稻生理本质的认识有待深化，加以作者限于水平，书中有不当和错误之处，希望读者批评指正。

本书在编写过程中，得到广西农学院党委的热情关怀和支持，得到湖南省农业科学院、广东省农业科学院、浙江省农业科学院、四川省农业科学院、广西壮族自治区农业科学院、武汉大学生物系、江西共产主义劳动大学、湖南农学院、江苏农学院、安徽农学院、华南师范学院、湖南师范学院和广西师范学院等单位提供的资料和帮助，谨此表示感谢。

一九八一年二月

目 录

前 言

第一章 子粒萌发和秧苗生长	1
一、子粒的构造.....	1
二、子粒的化学成分.....	3
三、子粒的水分吸收.....	6
四、酶活性提高是萌发的主要内因.....	10
五、萌发过程中主要贮藏物质的降解.....	11
六、氧气和水层对萌发和幼苗生长的影响.....	19
七、温度对萌发和幼苗生长的影响.....	26
八、低温危害秧苗的生理分析.....	30
九、壮秧的生理素质.....	34
十、培育壮秧的生理学原则.....	37
第二章 本田期营养器官的生长	46
一、叶的生长.....	46
二、分蘖的生长.....	51
三、茎的生长.....	61
四、根的生长.....	65
五、分蘖节和茎节的再生.....	69
第三章 呼吸作用	72
一、呼吸作用的生理意义.....	72
二、呼吸途径.....	74
三、脱氢酶和末端氧化酶.....	82
四、水稻雄性不育系的呼吸代谢特点.....	85

五、杂交水稻的呼吸强度	87
六、影响呼吸的主要外因	91
第四章 光合作用与光能利用	98
一、光合作用的常用指标	98
二、光合作用的进行	100
三、叶绿体互补作用与水稻杂种优势	113
四、影响光合作用的外界条件	115
五、杂交水稻的光合性能	122
六、群体的光能利用	128
第五章 光呼吸及其原理在生产上的应用	140
一、光呼吸的发现和概述	140
二、光呼吸的机理	141
三、杂交水稻的光呼吸	145
四、控制光呼吸大幅度提高产量的理论根据 及其对实践的指导	149
五、光呼吸与产量无紧密联系的论说	152
六、光呼吸原理在杂交水稻的栽培和育种上正确应用的 若干原则	155
第六章 水分生理和合理排灌	161
一、水分的生理生态意义	161
二、细胞与水	163
三、根系对水分的吸收	165
四、水分在稻株内的传导和散失	170
五、杂交水稻的田间耗水和生理需水	175
六、本田期合理排灌的生理学原则	180
第七章 矿质营养	191
一、矿质营养的概念	191
二、矿质元素的一般生理作用	192
三、根系对矿质元素的吸收和转移	195

四、氮的营养生理.....	201
五、磷的营养生理.....	208
六、钾的生理作用.....	214
七、杂交水稻各生育阶段对氮、磷、钾的吸收和 合理施肥的若干原则.....	217
第八章 植物激素和生长调节剂的应用	226
一、植物内源激素简述.....	227
二、植物激素和生长调节剂应用于杂交水稻的效应.....	232
第九章 开花和结实	243
一、稻花的结构简述.....	243
二、水稻三系幼穗分化期的形态特征.....	244
三、水稻可育系和不育系花粉或花药的生理生化差异.....	249
四、杂交水稻和三系的发育与光周期的关系.....	253
五、杂交水稻和三系的发育与温度的关系.....	259
六、杂交水稻亲本的开花习性.....	264
七、子粒发育过程中结构的变化.....	269
八、子粒中主要物质的合成和积累.....	271
九、成熟过程中“源”与“库”的一般关系.....	280
十、影响结实的生理形态因素.....	288
十一、温度、光照与结实.....	294
十二、提高结实率的措施.....	299
第十章 产量生理	306
一、品种或组合与产量.....	306
二、干物质的生产、分配与产量.....	308
三、秧苗素质与产量.....	311
四、叶面积指数影响产量形成的分析.....	313
五、再生稻的栽培和产量.....	319
六、直播稻的产量构成.....	328

第一章 子粒萌发和秧苗生长

杂交水稻的研究成功，是我国水稻育种工作上一项新的突破，也是水稻栽培上一次新的改革。杂交水稻大面积推广，已经在生产上显示出巨大的增产作用。然而，要达到高产稳产，子粒的正常萌发，幼苗的健壮生长则是第一关。子粒萌发和秧苗生长的基础知识，是培育壮秧必须了解的内在根据，它有助于过好第一关，为获得高产创造条件。

一、子粒的构造

杂交水稻的子粒，在植物学上称为小穗。子粒的外层是谷壳，谷壳包括护颖、小穗轴、内颖、外颖与芒。谷壳之内一般含有一粒糙米，糙米在植物学上称为颖果，颖果占谷粒的重量，因品种而异（表 1—1）。

表 1—1 谷壳和米粒的干重

名 称	千粒重 (克)	%	谷壳重 (克)	%	米粒重 (克)	%
威优 6 号	27.8824	100	5.5128	19.8	22.3696	80.2
汕优 7 号	25.0096	100	4.9624	19.9	20.0472	80.1
南优 2 号	24.5300	100	4.6800	19.1	19.8500	80.9
南优 3 号	22.8104	100	4.5232	19.8	18.2872	80.2
矮优 1 号	20.1980	100	4.3480	21.4	15.8500	78.6
广陆矮 4 号	20.5400	100	4.4983	21.9	16.0420	78.1
二辐早	20.1320	100	4.1271	20.5	16.0049	79.5

许多杂交水稻品种的谷粒比一般品种重些。谷粒中谷壳的重量约占17—20%左右。谷壳全是死细胞,它的主要作用,是决定米粒的形状和体积,并具有保护颖果与控制种胚休眠等重要功能。

颖果(糙米)是由果皮、种皮、胚和胚乳等部分组成,其结构示于图1—1。

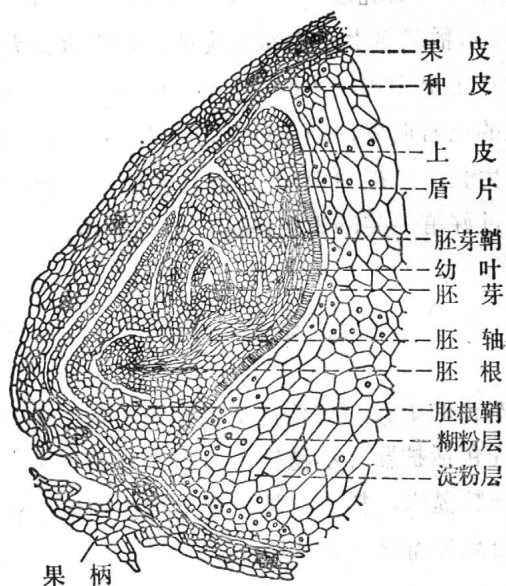


图1—1 水稻颖果(糙米)纵切面之一部分

果皮和种皮 处于颖果的外层,果皮较厚,种皮较薄,二者紧贴,一般不易分离。它们对颖果有一定保护作用。

胚乳 处于种皮之内。最外二、三层细胞富含糊粉粒,故称糊粉层。在糊粉层以内的细胞,含淀粉粒甚多,故称淀粉

粉层。淀粉层是构成胚乳的主要部分，也是子粒萌发和早期生长所需营养物质的主要来源。

胚 位于外颖一侧的基部，它由胚芽、胚根、胚轴和子叶四部分构成。胚芽位于胚轴的上方，为生长点和包被在生长点之外的数片幼叶所构成，包围在胚芽外方的鞘称为胚芽鞘。胚根位于胚轴的下端，由生长点、根冠所组成，外方包被的为胚根鞘。胚轴较短，上接胚芽，下连胚根，侧边与子叶相连接；子叶只有一片，着生于胚轴的一侧，形如盾状，称为盾片。子叶与胚乳交界处有一层排列整齐的细胞，称为上皮细胞（或称柱形细胞）。当子粒萌发时，上皮细胞分泌激素和酶类到胚乳中，促进胚乳中贮藏的营养物质消化、吸收，并转移到胚的生长部位利用。

颖果中不同部位的重量分配，大体如下：果皮的重量占颖果重的1—2%，糊粉层和种皮占4—6%，胚占2—3%，胚乳占89—94%。胚中各部分的重量也不同，以盾片最重，它的重量占颖果重1.18—1.40%；次为胚芽，占0.34%左右；胚根最轻，其重量只占颖果重0.18%左右。

二、子粒的化学成分

子粒是延存器官，贮藏的物质丰富，化学成分复杂。现将中国农业科学院综合分析室对杂交水稻和一般品种子粒成分分析的结果，列于表1—2。

从表1—2可知，杂交水稻子粒的淀粉含量为61.84—64.88%，平均为62.10%，比几个有代表性的一般品种的淀

表 1—2 杂交水稻各组合的成分分析
(中国农业科学院综合分析室)

杂交组合名称	蛋白质 (%)	脂肪 (%)	赖氨酸 (%)	淀粉 (%)	水分 (%)	出糙率 (%)	备 注
珍汕97×IR24	9.57	2.75	0.337	62.02	12.52	77.7	湖南省农业科学院样品
二九南1号×IR24	10.53	2.76	0.306	61.88	11.78	80.2	湖南省农业科学院样品
玻璃占×IR24	10.01	2.80	0.335	61.84	12.34	77.5	湖南省农业科学院样品
南早×IR24	9.23	2.72	0.285	62.57	12.35	77.4	湖南省农业科学院样品
珍汕97×IR26	9.91	2.78	0.337	63.67	13.18	75.3	江西省农业科学院样品
珍汕97×古166	9.35	2.57	0.313	62.62	12.81	75.4	江西省农业科学院样品
珍汕97×科印糯	9.82	2.78	0.354	62.03	12.83	74.0	江西省农业科学院样品
珍汕97×IR661	9.50	2.65	0.295	63.93	12.46		江西省农业科学院样品
珍汕97×古154	10.01	2.79	0.295	63.16	12.60	75.2	江西省农业科学院样品
二九矮4号×古154	9.31	2.53	0.299	64.54	12.52	77.5	江西省农业科学院样品
二九矮4号×IR24	8.75	2.76	0.324	64.88	12.02	77.7	江西省农业科学院样品
平均	9.64	2.72	0.316	62.10	12.49	76.8	
7055 (对照)	9.24	2.52		65.7	12.17	79.9	江西良种
湘矮早4号 (对照)	9.68	2.59		67.3	11.54	77.0	湖南良种
广选3号 (对照)	8.41	2.16		66.8	13.38	78.5	广西良种
广陆矮4号 (对照)	8.47	2.09		67.7	11.95	78.0	广东良种
平均	8.95	2.34		66.88	12.26	78.3	

粉含量低些。杂交水稻子粒的蛋白质含量为8.75—10.53%，平均为9.64%，比一般品种的平均值高7.7%。杂交水稻子粒的脂肪含量平均为2.72%，比一般品种高16.2%。说明杂交水稻的糙米具有较高的营养价值。

淀粉是子粒中的主要物质，也是碳水化合物贮藏于子粒的主要形式，它基本上只存在于糙米的胚乳细胞之中。除淀粉外，其他碳水化合物尚有糖、糊精和纤维素等，通常糖的总量占子粒3.2%左右，以蔗糖为主，另有少量棉子糖、葡萄糖和果糖。关于糊精和纤维素的含量，因品种不同，变幅甚大。糊精的重量占子粒0.8—3.2%，纤维素占7.4—16.5%。

子粒中的蛋白质是由白蛋白、球蛋白、醇溶蛋白和谷蛋白组成，其中以谷蛋白含量最多。除蛋白质外，谷粒中还有游离的氨基酸，主要是甘氨酸、丙氨酸、亮氨酸、异亮氨酸、组氨酸、缬氨酸、丝氨酸、酪氨酸、谷氨酸、天冬氨酸、精氨酸、赖氨酸、天冬酰胺和谷氨酰胺等。糙米中游离氨基酸的总量约占蛋白质重量的0.7%左右，其中53%左右存在于胚中。

子粒中的脂肪，大部分含于胚和糊粉层内。糙米脂肪中的脂肪酸部分，主要由油酸、亚油酸和棕榈酸（软脂酸）所组成。

子粒中含有核酸，主要是核糖核酸，它通常是糙米总重量的0.2—0.3%。胚内的核糖核酸含量最多，大约占糙米总含量的70%左右。核糖核酸在子粒萌发过程的能量代谢和蛋白质合成中起着重要作用。

水稻的子粒都含有多种矿质元素，其量因品种和栽培条

件而变化很大，一般来说，以磷的含量最多，糙米每克干重中有磷 2480—3830 微克。磷主要以有机物的形式存在，植酸钙镁是水稻贮藏磷酸最为重要的物质，糙米中至少有 80% 的磷酸存于植酸钙镁的分子中。萌发时，植酸钙镁在酶催化下，把磷酸水解出来，对新陈代谢起重要作用。糙米中钾含量稍次于磷，每克干重中有 1240—3280 微克；硅、镁又次之，分别为 280—1900 微克和 379—1400 微克；其他如氟、钙、钠、铁、锰、锌等元素，虽也存在，但含量甚微。

子粒中的各种有机和无机成分，是子粒萌发必须的内在条件和物质基础，有些物质作为能源和碳架，促进和参与新生细胞的结构形成；另一些物质在新陈代谢中直接或间接地起推动作用，因而，子粒的饱满程度，贮藏物质是否丰富，对萌发和幼苗生长有明显的影响。

三、子粒的水分吸收

子粒的正常萌发，从外表看可区分为三个步骤：第一，子粒吸水胀大。第二，胚中的细胞分裂，增殖和伸长，使种根、胚轴和芽鞘突破谷壳，这在生产上称为“破胸”或“露白”。第三，胚继续生长，形成幼苗。这三个步骤是连续的过程，而风干子粒在适宜温度下吸收足够的水分，则是这一过程顺利进行的前提。据报道，子粒吸收水分达其风干重的 25% 左右，可正常萌发；在吸水速度上，以浸种的最初几小时吸水最快（图 1—2）。

从图 1—2 可知，杂交水稻和一般品种都是浸种后 8 小

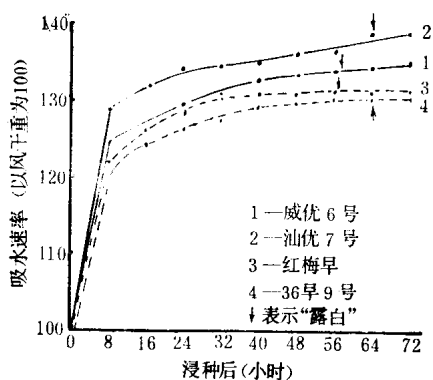


图 1—2 不同品种浸种后的吸水速率

时吸水速度最快，此后，直至“露白”，吸水极少，但杂交水稻的吸水速度和吸水量均比一般品种高些。浸种后 8 小时，杂交水稻已吸收了相当于其风干重 24.8%、28.8% 的水分，每千粒吸水量达 6.77 至 8.85 克，而一般品种的相应数值为 21.0%、21.9% 和 5.35、5.89 克。这种情形，可能与杂交水稻的子粒在化学成分上与一般品种不同有关。

关于子粒的吸水现象，是吸胀作用的表现。为什么风干的子粒具有吸胀的本领呢？因为子粒中的原生质和主要贮藏物质淀粉、蛋白质等均属亲水胶体，胶粒周围的水化程度很不均匀，有些部分的水膜较厚、有些部分的水膜较薄，由于胶粒的不对称结构使它们彼此以一定部分相结合，形成凝胶的立体网状结构，胶粒失去流动性，水分子占据网状结构的空隙，失去自由活动的的能力，成为束缚水，留在结构中（图 1—3）。当风干子粒获得水分时，由于胶粒的水膜增厚，胶粒

间的距离拉开，水分子大量进入网状结构的空隙，使整个结构胀大，这个过程称为吸胀作用。子粒具有凝胶结构，是产生吸胀作用的内因根据。杂交水稻的子粒，含蛋白质多些，其亲水性和吸胀本领则大一些。就一粒稻谷而言，水分先被吸入谷



图 1—3 凝胶的构造

壳，然后进入糙米部分。在糙米中，胚周围部分比胚乳吸水多而快。

子粒的吸胀本领，除与内部的成分、结构有关外，还受环境因素的影响。在农业生产上，以温度的影响最为突出和重要。例如，在 30°C 下，浸种 24 小时，可基本吸够水分，达到萌发的要求；在 20°C 时，要浸种 48 小时， 15°C 时，要浸种 72 小时才行。早春温度低，以温水浸种可促使子粒吸水快，萌发快。

关于子粒正常萌发必须吸收相当数量水分的原因，是十分复杂的，概括起来有下列几个方面：

1. 促使子粒的内部结构发生变化 风干的子粒是固体状态的凝胶结构，胚中细胞的原生质丧失了流动性，处于休眠状态，要打破此种休眠状态，必须使原生质从凝胶结构变为溶胶结构，即必须吸入相当数量的水分，使胶粒分散，胚中细胞原生质具流动性，才可进行生长。近年，亚细胞水平的研究指出，水稻子粒吸胀过程中，胚细胞原生质中内质网迅

速形成，线粒体的数目逐渐增加，线粒体的结构也发生变化。电子显微镜的观察表明，已吸胀和正在萌发的子粒中，胚细胞的线粒体从具有不完善的内部结构发展成完善的结构，线粒体内膜的鸡冠状突起增多，这为新陈代谢的加强，在内部结构上提供了基础。

2. 促进**新**陈代谢的加强 风干的子粒新陈代谢微弱，除结构上的原因外，还与水分影响各种生化反应的速率有关。例如，风干的子粒中具有酶类在数量上既少，活性也不高，子粒吸收相当水分后，可提高酶的活性，同时，使原来被蛋白质吸附的生理活性物质释出，从而增加酶的生成，使整个物质代谢和能量代谢的水平都显著提高。在此，要特别指出的是，子粒萌发过程的全部生化反应，以水解作用占优势，如无水分的直接参加，水解作用不能进行，难以正常萌发。

3. 增强透性，促进 O_2 的吸收 子粒吸胀后，外层组织比较松软，利于 O_2 的进入，再加上原生质膜透性也增强，对提高呼吸强度有利。同时，子粒外层结构的改变，也利于幼胚突破外层生长。

4. 利于营养物质的运输 幼胚的生长需要营养物质的源源供应，而营养物质大量地贮于胚乳，故须从胚乳运至胚细胞，这种运输过程，如缺少水分则难以正常进行。

5. 水分是细胞分裂和伸长的必要条件 萌发过程是胚的生长过程，其中包括细胞分裂和伸长过程，若水分不足，细胞分裂受到一定阻碍，细胞伸长则受到明显的抑制。

水分是子粒萌发和生长的必要条件，它对内部结构的改变，代谢的加强和促进生长，都是不可缺少的。

四、酶活性提高是萌发的主要内因

在子粒吸胀和萌发过程，内部结构发生了深刻变化的同时，从生理生化上看，酶活性提高是导致萌发和幼苗形成的主要原因。

新陈代谢是由一系列有一定次序的、连续的化学反应所组成，各种反应能在活细胞内有条不紊地进行，这是因为活细胞内存在多种酶类进行催化的缘故。酶是由新陈代谢产生、具蛋白质结构的生物催化剂，新陈代谢的强度和方向，主要由酶的种类和活性所支配。

风干的水稻子粒，含有一定种类和数量的酶类，据报道，贮藏蛋白质的细胞中，蛋白体内含有多种酶，如蛋白酶、磷酸酶和淀粉酶等，在数量上和活性上，仍不能适应萌发时较高代谢水平的要求，要在吸胀过程中，一方面提高原有酶的活性，另一方面逐渐促进酶的生成。例如，在适宜温度下浸种一天，子粒的呼吸强度比风干种子增强几倍，浸种二天，露白时，呼吸可增强 10 倍，表明呼吸酶活性提高了。此外，在萌发的一周内，蛋白酶的活性比刚浸种时增强 4 倍、淀粉酶增强 100 倍以上，说明萌发过程中水解酶的活性显著提高了。

由于水稻子粒富含淀粉，萌发过程中代谢水平的提高，必然明显地反映在淀粉酶（主要是 α -淀粉酶）的活性上。菲律宾国际水稻研究所的报道指出，水稻萌发和幼苗生长是否良好，可用 α -淀粉酶的活性作指标。湖南农学院测定过南优