

水稻譯叢

(水稻及其他糧食作物)

第七輯

上海市農業科學院
中國科學院植物生理研究所
浙江農業大學

上海農學院農學系
華東師範大學生物系
浙江農業科學院

編

上海市科學技術編譯館

水 稻 譯 叢

(水稻及其他粮食作物)

第七輯

上海市农业科学院 上海农学院农学系 編
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

上海市科学技术編譯館出版

(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 787×1032 1/16 印張 5 字數 150,000

1963年8月第1版 1963年8月第1次印刷

印數 1-2,300

編 号: 7002·112

定 价: 0.75 元

更 正

水稻譯丛第六輯系 浙江农业大学編，
浙江农业科学院

封面印錯，特此更正。

上海市科学技术編譯館

前 言

《水稻譯丛》出版以来,深受讀者們的支持与帮助,并对編譯內容提供了若干寶貴的意見,經編委会研究后,决定自本輯开始扩大譯丛內容,除水稻外,对小麦、玉米等禾谷类作物方面的国外論文和报告也合并編譯出版。

本期選擇了苏联和日本的 19 篇論文,其中包括水稻、小麦和玉米三种作物,着重研究肥料、温度和水分等外界条件对上述作物的生长发育过程及产量构成因素的影响。

一、水稻:我国水稻栽培研究工作正在迅速发展,許多工作者都逐渐将产量形成和生理过程联系起来进行綜合研究,所以介紹一些国外有关水稻生理基本問題的研究和矿质营养方面的資料可能是有用的。在水稻生理基本問題的研究方面,国外已注意营养生长轉向生殖发育时期的生物化学基础的研究。本輯選擇的这些研究报告表明:在幼穗分化前生长錐中发生了明显的生化变化,这些变化是水稻轉向开花期的开始,循此进一步研究控制結实器官的形成是极有意义的。同时也指出:对水稻个体和器官的系統研究可为制定水稻生产措施提供确切的科学依据。在水稻矿质营养方面,有些譯文中說明氮肥是影响水稻产量的重要因素,氮肥水平过低,则干物质积累受阻而使植株生长不良;氮肥水平过高,則又容易引起旺长,并将由于体内氮的积累而破坏正常的代謝过程,致使地下部和地上部的生长失去平衡,生育后期的养分吸收能力下降,形成严重的减产。有些譯文指出:氮、磷、鉀三种元素的良好配合有利于碳水化合物及蛋白质的合成,并且提高了細胞汁液的渗透压及根、叶的呼吸强度,这不仅提高了水稻的生产率,而且对种子的品质也有所改善。关于氮、磷、鉀肥料在水稻生育过程中的不同作用、施肥时期与产量形成的关系以及水稻高产診斷的指标等,也有几篇專門論述編入本輯。此外,譯文对水稻倒伏减产的原因也作了介紹。

二、小麦、玉米:中生植物遭受干旱时,植株生长受阻,而且进一步影响到經濟产量。本輯所收有关土壤水分影响小麦叶片生长的研究指出:供水不足时,叶片基部的細胞分裂期迅速結束,細胞的分化亦必加速;土壤干旱时这一趋势表現得更突出。而且,供水不足对叶片分生組織活性的抑制作用与叶片的生理年齡有关,所以是不可逆的。同时也指出:供水不足时小麦叶片生长迟緩与叶片色氨酸含量及其合成能力的降低有关。另一方面,干旱对植物的危害是組織脫水和过热(高温)两个因素共同作用的結果;組織脫水和过热对植物的影响既有密切相关,又各有其独特的影响。这里,譯文进一步介紹了高温对小麦、玉米的产量、品质和物质代謝的影响。在高温下,植株叶片的蛋白质水解作用和有机磷化合物的合成作用均表現活化,可溶性糖含量显著增加,呼吸作用因呼吸酶的鈍化而降低,根系中蛋白质合成和对矿质元素的吸收也都有所加强。温度恢复后,根系吸收能力仍維持在較高的水平上,其他代謝方面的变化逐渐恢复到正常植物的水平。經過高温影响以后,尽管經濟产量略有降低,但种子的蛋白质总含量却显著增加。这对育种工作中选育高蛋白质含量的品种和抗热品种提供了綫索。此外,譯文还包括一些在小麦胚囊形成和結实方面的研究,詳細闡述胚囊、胚乳、淀粉粒和蛋白质体的形成过程,为进一步研究小麦結实过程提供了形态学的基础,并也闡述了温度对胚乳和淀粉粒形成的影响。

目 录

1. 水稻生理基本问题的研究.....	1
第1次报告 研究水稻生理的途径.....	1
2. 水稻生理基本问题的研究.....	4
第2次报告 水稻转向开花的生化基础.....	4
3. 水稻生理基本问题的研究.....	8
第3次报告 氮对水稻的影响.....	8
4. 肥料对水稻碳水化合物代谢、氮代谢和产量的影响.....	12
5. 矿质营养对水稻水分状况和产量的影响	14
6. 水稻重点追肥的理论和实践(1).....	19
7. 水稻根系的某些生理特性与不同的矿质营养条件的关系	26
8. 水稻倒伏的研究	29
I. 关于倒伏茎秆中物质运输的阻碍的初步研究	29
9. 水分状况对小麦叶内色氨酸合成和生长的影响	30
10. 小麦叶内色氨酸合成与叶细胞时期和水分状况的关系	38
11. 高温对植物水分状况和氮代谢的影响	43
12. 高温对植物内非蛋白氮含量动态的后作用	47
13. 高温对产量和品质的后效	49
14. 高温对植物呼吸强度和糖代谢的影响	50
15. 高温对植物磷代谢的后作用	54
16. 关于小麦的胚囊形成的研究	57
17. 小麦结实的研究	63
第1次报告 胚乳形成初期的发生学的研究	73
18. 小麦结实的研究	69
第2次报告 胚乳组织形成的解剖学的观察	69
第3次报告 淀粉粒和贮藏蛋白体发育的研究	69
19. 小麦结实的研究	74
第4次报告 温度对胚乳形成的影响	74

1. 水稻生理基本問題的研究

第1次报告 研究水稻生理的途徑

Ерыгин, П. С. Алешин, Е. П.

«Краткие итоги научно-исследовательской работы» за 1958 год. 30~38 (1961) [俄文]

水稻产量是由单位面积株数、单株分蘖数、一穗上的小穗数及籽粒重构成。这些产量因素随着品种和农业技术所创造的环境而变化。因此，整地、施肥、灌水及其他一些措施都应该都是为了获得足够的苗数，或是为了获得大穗或飽粒等目的。每一措施都是为了創造各种产量因素的形成所需的一定环境。在不同的种稻地区，这些因素中的每一种在构成产量上的重要性是不同的。在庫班，最重要的因素是密度，即单位面积上的株数。該地一平方米面积上苗数的变动幅度为40~300株^[1]。同一品种有效分蘖数的变化为0~4，一穗上的小穗数为50~100，而一小穗重为25~35毫克。在庫班地区，依靠植株密度最能提高产量。如果由于某种原因不能得到足够的苗数或缺株，那么产量也可依靠分蘖数和每穗的小穗数来提高。但是，要利用这些因素使产量保持在高的水平上，灌水人員必須极为緊張地工作。

足够苗数的获得首先决定于种子质量、整地、播种期及播种量。所有这些农业技术措施的效果大小决定于萌发种子生理特性的强弱程度。

我們在研究水稻种子发芽生理时，曾經闡明以前尚不明确的胚的生命活动的若干方面^[2]。发现在发芽第一阶段，即当生理过程强烈地进行时，胚中形成无氧环境，因为氧不能透过种子复盖物而充份地渗入胚中。在这样环境下，芽鞘只依靠呼吸作用第一阶段即缺氧阶段而长大。所以，它不随着新細胞的形成而生长；而生长是依靠在种子成熟过程中所形成的那些細胞的吸水及其体积增加进行的。在发芽阶段，积累在胚內的糖、脂肪及其他物质在呼吸过程中被消耗。芽鞘伸长的生长与在无氧条件下萌发引起生长素大量地积累有关，生长素抑制胚根长大，而刺激芽鞘伸长。氧只是在复盖物破裂以后进入胚，并立即动員有氧呼吸的各种氧化酶：細胞色素氧化酶、脂肪氧化酶、多酚氧化酶。

根据这些观察，可以认为，水稻胚是在无氧条件下萌动并开始生长的。胚器官的膨脹和初級生长的

进行依赖于脫氢氧化酶系統，因此，胚的本性是嫌氧的。这些关于水稻种子发芽生理的新資料能为生长初期稻田的下水分状况树立理論的依据：播种后，在种子吸脹时期立即以深水层淹灌稻田；而后，当种皮大量破裂时，迅速把水排除，使胚根生长。当出現第一片叶子时，稻田再度淹水，并維持水层一直到成熟。

正如表1所示，加里宁集体农庄的秧苗密度在这种水分状况下是很高的。

表1 水分状况对水稻与稗草密度的影响
(株数/平方米)

发芽时期的水分状况	秧 龄		
	2 叶	3 叶	5 叶
品种 Кrasnodарский 424			
經常淹灌	289	270	205
破壳期排水	345	320	370
品种 Дубовский 129			
經常淹灌	194	167	160
破壳期排水	338	289	230
稗			
經常淹灌	31	20	14
破壳期排水	36	24	16

在第一片綠色叶子形成的破壳时期排水，提高了密度40%。同时，稻田的稗草杂生程度和經常灌水田比較起来沒有增加。

种子成熟过程及其貯藏条件的研究，在为收获时所采取的措施树立依据这一項工作上打开了新的局面^[2]。在这些工作中，研究了种子发芽与它們生理成熟度的关系。发现在完全成熟之前的种子，发芽緩慢而又不完全。此外，这样种子只能形成瘦弱的植株。

收割得过迟或长期处于倒伏的水稻种子經常裂开，引起发芽率和幼苗生活力的降低。

留种用的水稻应当在一穗上有 80% 的小穗完全成熟并应在其含水量为 20~25% 时进行收割。商品用的水稻,其收割应早于留种用的水稻,应在种子含水量为 25~27% 时,即比留种用的早 4~5 天。

庫班各品种种子后熟过程长达 15~70 天。在这期间发生水、可溶性糖的消失和酶活力降低的过程。

含水量高于 12% 的贮藏种子中,也同时发生糖的增加、酶活力和呼吸强度的提高及微生物群落的出现。结果种子生活力下降,如从表 2 所见。

表 2 贮藏种子含水量对发芽势的影响(%)

种子含水量	贮藏天数					
	30	60	90	120	150	180
20~19%	72	33	10	5	1	0
17~16	80	79	53	52	48	47
15~14	84	84	80	78	75	52
12~19	84	83	84	84	84	83

贮藏种子含水量高于 15% 时,引起发芽势剧减。如果种子含水量约有 17%,那么经过 3 个月后,发芽势降低 30%。在生产条件下,这会使留种用的水稻变成商品用的水稻^[3]。

在研究促使一穗上小穗数增加的条件时,阐明了穗形成时期所发生的生理过程本质^[10]。结果证明了在穗原基形成时的光合作用的效率决定小穗数。分化前生长锥的大小与每穗的小穗数有关。在温度、昼夜光照长度及氮肥的影响下,一穗上小穗数都会改变的。为了肯定在上述因素的作用下提高每穗小穗数在生产上的重要性,所有这些观察都要在田间试验中进行。

关于水稻生理的工作还不限于这些研究。同时,理论上的问题也须在实验室内加以探索,关于这方面,首先研究了水稻从营养生长转向生殖生长的过程。

对水稻生长期氨基酸动态的观察证明了它们的成分在水稻转向开花的影响下发生变化^[7]。正如大家所知,合成氨基酸时所需要的能量不仅由光合作用,而且也由呼吸作用来供给。这种情况发生在根内和茎的生长圆锥体内。此外,呼吸作用借氧-氢状况造成特殊的物理-化学环境,而物理-化学环境决定其他生理过程的进行。这就是说,呼吸作用在植物转向开花时起着决定性作用^[11]。

细胞色素氧化酶、多酚氧化酶、过氧化物酶等氧化系统参与有氧呼吸阶段。

阐明水稻各种氧化系统在从营养状况转向生殖状况过程中的重要性时,首先需要表明这些系统的存在,而后确定这个或那个系统参与合成过程的强度。

氧化系统是借助于对细胞色素氧化酶、多酚氧化酶、过氧化物酶及过氧化氢酶活力的研究而被阐明的。前两个酶的测定是按照 A. H. 奥巴林和 H. C. 格尔曼的方法^[8],第三个酶是按照 A. H. 波扬尔金的方法^[12],而过氧化氢酶是用气体定量法测定的^[13]。

这些酶活力的计算结果列于表 3。

根据表中的数据,生长锥中细胞色素氧化酶活力一直下降到第五叶出现时为止;所以,细胞色素氧化系统强烈地参与了主要是幼年植株的呼吸作用。苗龄愈大,细胞色素氧化酶的作用愈弱。水稻这个极为普遍的现象是在五叶龄的有分蘖和无分蘖的植株上测定该酶活力时被检验出来的;在这些测定中,

表 3 各种呼吸酶活力在转向生殖状况时期的动态

昼夜光照长度 (小时)	幼苗		分蘖			孕穗
	1	3	5	7	9	11
细胞色素氧化酶 (O ₂ 微升/克干物质/30 分钟)						
24	—	—	—	115	131	—
16	115	70	65	102	118	—
12	—	—	136	138	152	—
多酚氧化酶 (O ₂ 微升/克干物质/30 分钟)						
24	—	—	—	54	29	—
16	89	140	60	67	34	—
12	—	—	53	36	18	—
过氧化物酶(相对单位/克干物质)						
24	—	—	—	58	72	74
16	—	30	58	72	97	162
12	—	—	—	100	189	98
过氧化氢酶 (O ₂ 毫升/克干物质/3 分钟)						
24	—	—	—	80	136	157
16	—	152	254	70	35	98
12	—	—	—	35	38	91
脱氢酶(甲烯蓝褪色速度,分钟)						
24	—	—	—	48	140	—
16	135	85	17	40	140	—
12	—	—	99	156	234	—

氧的吸收相应等于 275 和 149 毫升/克干物质。在
不定根上,氧的吸收在基部为 67、中部为 97、上部为
171 毫升。由此看出,細胞色素氧化酶的高活力与
分生組織的存在有关,分生組織愈多,这个氧化系統
愈强。

五叶以后,在自然光照下的植株生长錐內,細胞
色素氧化酶活力重新增高,这是由于在生长錐中叶
的制造过程結束,开始形成穗原基;因而隨着分生組
織大量形成,由这些分生組織生成主軸和穗的側枝。
穗原基形成以前所发生的生化过程是在第 6~9 叶
生长期間进行的。这个时期,細胞色素氧化系統在
維持有氧呼吸与化合物合成方面起着主要的作用。

在以短光照加速植物轉向开花过程的莖中細胞
色素氧化酶的活力上,反映出此一論点的正确性。例
如,把植物放在光照場 12 小时后,細胞色素氧化酶
立即开始提高自己的活力,在第 4~5 叶生长期間,
它的活力与較為緩慢地轉向生殖状况的自然光照的
植物相比,增加一倍。

多酚氧化酶活力的統計表明,这个系統在第 5
叶将形成时同样要减弱。但是其活力降低的特点不
同于細胞色素氧化酶,它的最大活力到第 3 叶形成
时就表現出来了。在此以前,它似乎代替了細胞色
素氧化酶。而其后在第 5 叶形成时,它的活力达到
最低值。

当植株繼續生长,形成 6~9 叶时,多酚氧化酶
活力的变化与細胞色素氧化酶所表現的恰恰相反,
特別在光照 12 小时的植株上这种情况更为明显。在
从营养状况轉向生殖状况时,多酚氧化酶系統参与
这一过程的程度极其微弱。

过氧化物酶活力的統計表明:在从营养状况轉
向生殖状况的整个时期內,它是在沒有剧烈变化的
状况中不断提高的。在 12 小时日照影响下加速植
株发育时,可以明显地观察到这种情况;另一方面,
在整整 24 小时抑制光照情况下也可明显观察到。水
稻在轉向开花时,在氧化反应进行的同时有过氧化
物的形成,对于这点没有什么可以怀疑的。这一类
过程不局限于生长錐;它們在根中的进行比在莖內
要强 2~4 倍。所以,水稻过氧化物酶在有氧呼吸中
占有一定的地位,它在动态方面近似細胞色素氧化
酶。

在生长最初阶段內,过氧化物酶的統計表明:它
的最大作用与营养状况相一致,在生长錐分化前其
活力最低,当时借助細胞色素氧化酶来进行激烈的
氧化。

在总结氧化酶活力的动态时,应当认为,水稻有
氧呼吸的进行是依靠細胞色素氧化酶的氧化。过氧
化物酶也在这方面发生作用。細胞色素氧化酶和过
氧化物酶形成一个統一的氧化系統,在水稻中这个
系統較呼吸作用的其余系統占有优势地位。它积极
参与从营养状况轉向生殖状况的准备过程。在吸收
基本部份的氧进入細胞时,这个系統与脫氫酶一起
造成一种特殊的含氧状况。

脫氫酶执行氫轉移的作用,而且参与呼吸作用
的无氧阶段。甲烯藍褪色的測定表明,在幼苗和分
蘖期間,它的活力变化与細胞色素氧化酶相反。其
他已測定过的氧化酶与脫氫酶沒有这种关系。脫氫
酶活力变化的进程表明,它們也象細胞色素氧化酶
一样,不仅积极参加从营养状况向生殖状况的过渡,
而且参加穗原基形成的准备过程。

結 論

1. 种子发芽内部条件的研究結果为水分状况
树立理論依据。在上述水分状况下,水稻幼苗的密
度較經常淹灌提高 40%。

2. 种子成熟过程的研究可以确定合适的收获
期:留种用稻子在有 80% 小穗完熟时收割,而商品
用的应提早 4~5 天收割。

3. 提高单穗产量条件的研究闡明了小穗数对
光合作用效率、生长錐大小及穗原基形成期长短的
关系。

4. 向生殖状况的过渡与呼吸过程及其各种氧
化-还原酶有紧密联系。在有氧呼吸时,依靠細胞
色素氧化酶吸收大量的氧,細胞色素氧化酶和过氧
化物酶一起在水稻体内形成一个主要的氧化系統。

参考文献

- [1] Азешин Е. П. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук, 1959.
- [2] Апрод, А. И. зерна. Диссертация на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук, 1959.
- [3] Апрод А. И., Сметанин А. П. Сельское хозяйство Сев. Кавказа, № 10, 1958.
- [4] Бояркин, А. Н. Биохимия, вып. 6, 1951.
- [5] Ермаков, А. И. и др. Методы Биохимического исследования растений. Москва, 1952.
- [6] Ерыгин, П. С. и Тишина, Е. Ф. Краткие итоги научно-исследовательской работы за 1955 год. Краснодар, 1956.

- [7] Ерыгин, П. С. Краткие итоги научно-исследовательской работы за 1957 год. Краснодар, 1958.
[8] Опарин, А. И. и Гельман, Н. С. СВ. Биохимия зерна АН СССР, Вып. 1, 1951.

- [9] Фенёлонова, Т. М. Научный отчет Кубанской рисовой опытной станции за 1958 год. Рукопись.

(方建雄译 唐 惕校)

2. 水稻生理基本问题的研究

第2次报告 水稻转向开花的生化基础

Ерыгин, П. С. Алешин, Е. П.

«Краткие итоги научно-исследовательской работы» за 1959~1960 гг. 155~166. (1962) [俄文]

人们从普通植物生理学上知道：克里布斯在研究植物转向开花本质的正确道路上树立了第一个路标。根据他的概念，花形成发生在植物“有准备”之前，这个“准备”的特点就是碳水化合物相对地积累^[41]。

这位植物发育学说创始人理论上的见解，充分地吸收了荷兰花卉园艺家们和科学家们的工作。他们在30年前就阐明了许多类型的有花植物结实器官原始体形成的时期。柯斯特切夫^[42]不同意克里布斯的外界环境是植物转向开花的首要原因的原理；他认为生理学家们还没有深入到这个过程的本质。关于外界条件对植物的作用，季米里亚捷夫^[43]在当时写道：使得植物有效适应的最初原因应当是周围的条件，而不应当是任何别的原因。

现时，这些看法已被大量存在着的有关植物转向开花的理论所证实了。

1920年出现的光周期理论^[44]及15年后建立的植物阶段发育理论^[23]都完全没有触及植物的内部状况。植物光周期活性和光照阶段好象与结实器官形成时期分开进行似的。有一些植物，其光周期活性和光照阶段到了生长分化时即行结束，而在另一些植物，只是在生殖组织发生以后、甚至在配子体形成以后才结束。这就是说，光周期感应性和光照阶段与花序、花形成的内在准备没有联系。这两种理论的倡始者既没有研究植物的结构，也没有直接的生物学资料，而得出了很多的结论，并作了广泛的概括。所以，在研究依靠单穗产量来提高水稻生物学产量的途径时，它们不能作为行动的指南。

其他的理论中，应当提到的是激素学说^[45]。这个学说因受赤霉素和假定成花素(антезин)^[47]的吸引而在最近复兴起来。其中反映出了关于一些严格属于光周期现象的植物之间有其差别的概念。如果

水稻作物无病害，其体内是没有赤霉素的^[48]。所以，复兴起来的植物开花激素学说不能应用于水稻。在“高等植物个体发育的基本规律”一书中^[38]，把很多研究加以系统化，并且指明为了控制转向开花的过程应当深入到植物性生活中的途径。在个体发育方面所作的总结有可能使关于植物转向开花的研究走上正确的道路。

目前，关于植物开花与体内的化学作用和生理过程的关系，资料已在开始积累。个体生活中的转折点与其中各种化合物的出现或变化是有联系的。开花来临与蛋白质^[11]、碳水化合物^[20, 35]、叶绿素^[15]、赤霉素^[29]、类胡萝卜素^[13]及核酸^[31]均发生关系。

已经发现，开花与一些酶——如蛋白分解酶^[10]、氧化酶^[31, 39]、还原酶^[22, 22, 26]等——有联系。维生素同开花的关系也很密切^[20]。象呼吸作用这样的生理过程是参与转向开花作用的。它是由各种酶系统来实现的，因而使物质向不同的方向转化，也包括向生殖方面的转化在内^[39]。提高植物体内的氧化-还原电位是有重大意义的，而氧化-还原电位决定于植物的生理状况和性质^[22, 20, 26]。然而，各种化合物与植物转向开花的关系完全不能表明它们是从营养状况转向生殖状况的首要原因，因为没有关于它们作用时期的直接资料。

克拉辛斯基^[18, 19, 20]作了最有趣的尝试，其中一个就是阐明开花来临与生化指标综合体的关系。可惜的是，这里并没有涉及花形成以前的时期。留比明科根据丰富的实际资料建立了卓越的理论，他把分生组织的生物化学作为形态建成的过程。正是生化过程决定着转向开花，而转向开花的速度则受外界影响的控制^[24, 25]。这些研究对于我们在水稻转向开花方面的探索起了推动的作用。我们感到，象在

一年生植物的水稻中，更易发现轉向开花的內部潛在的綜合原因。

关于水稻轉向开花的工作是从春化阶段、光照阶段及光周期的研究着手的。工作证明了这些过程与开花来临沒有直接关系。

接着研究了水稻从营养状态轉向生殖状态，其目的是要确定穗原基出現的时期；其次研究了被吸收进去的氮的命运；最后研究了主莖上生长錐的分生組織中的生化状况，一直到生长錐轉变成穗原基为止。我們想从这些方面来探索植物轉向开花的“准备”及留比明科的“不稳定”时期。正象已闡明的那样，它們在水稻上与光周期感应性相吻合。

植物轉向开花通常与光周期感应性有关系。庫班水稻的生产品种在 12 小时的日照下，便极有成效地表现出这种关系^[17]，但仅适合于分蘖时期^[21]。以水淹灌土壤可縮短光周期感应性的时期，而加速开花来临^[22]。

生长錐在光周期感应性时期内只增加 1 倍，在长为 0.2~0.3 毫米时便开始分化^[17, 23]。到了这个时候，水稻对光周期停止反应，呼吸强度銳减，它与生长錐分化有着紧密的联系^[9]。在分化时期，水稻对氮肥的反应不同于幼年和成熟龄。在光周期感应性时期，植株体内含氮物质的轉化很特殊：总氮和酰胺氮含量在体内激减，而氨增加。这不是由于得到追肥或沒有追肥之故。氧化-还原电位值与氮的变化有关，它是在 100 个大气压下从植物体内榨出的汁液中测定的。在光周期感应性时期，得到的是强还原性汁液，而在其前后，得到的是氧化性汁液^[1, 2, 24]。莖内氨基酸的变化表明，它們也参与了生长錐分化的准备。在光周期感应性开始时，它們的量甚微，其后才积累起来。这并不关系到所有的氨基酸，而仅其中的組氨酸、丙氨酸、賴氨酸、纈氨酸、天门冬氨酸的含量提高了一些。显然，它們略微参与了同生长錐分化有联系的那些蛋白质的改建^[25]。

生长錐分生組織的細胞生理状况，其最好的指标就是呼吸作用。因为从此开始，生殖状态代替营养状态。根据酶的活性观察呼吸作用时，在多酚氧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶、細胞色素氧化酶及脫氢酶中，只有后二种酶与水稻轉向开花有密切关系。在生长錐分化以前，脫氢酶表现出活力最高，而細胞色素氧化酶最低^[24]。

毫无疑问，构成不同呼吸类型的氧化系統更替，結果是在細胞中形成新的化合物和另外一种环境。这一切誘导我們作出試驗，观察在生长錐中的 Eh 和

pH。同时我們闡明了細胞中的生化作用与开花来临时期的关系。并且推論：植物开花愈早，生长錐的各种呼吸酶和物理-化学环境的更替也愈早。

試驗是在庫班水稻試驗站試驗地上进行的，把水稻培植在玻璃容器中。土重 6 公斤，富有普亮尼什尼科夫的营养液形式的肥料，肥料中硝酸鉍改为硫酸鉍。用萌发的种子播种，每个容器中播 20 粒。在第一叶龄間苗时取样。为加速生长錐分化时期的来临，把 3 叶龄植株的一部分容器置于光照場上，在那里每天光照 12 小时；用箱子罩盖植株；造成 16~20 小时的黑暗；因而，在夜間和早晨，这些植株都处在自然条件下。对 1、3、5、7 及 9 叶龄的植株进行化学分析；到 9 叶期，生长錐已有长约 1 毫米的穗原基。作分析用的不是生长錐本身（因其长度不超过 0.1 毫米），而是莖上部，应该理解为生长錐以下的莖上部連同着生长錐。

按照奥巴林与格尔曼的方法統計細胞色素氧化酶和多酚氧化酶的活力，根据甲烯藍褪色的速度統計脫氢酶的活力^[24]，根据拉基金与波沃洛茨卡婭的方法測定异生长素^[26]。以电解法在 ЛИ-5 型电位仪上用甘汞电极或光滑的白金电极測定渣滓（匀浆）中的 Eh 和 pH，电极上的电位则以补偿法測定之^[27]。

关于异生长素和物理-化学指标的統計数据列于表 1。

表 1 生长錐中异生长素、pH 和 Eh 的动态

指 标	幼苗期		分蘖期				
	植株上的叶数						
	1	3	5	7	9		
氧化-还原电位 (Eh 毫伏)	375	329	290	312	348		
有效酸度 (pH)	5.6	6.4	6.9	6.7	6.1		
异生长素 (微克/克絕對干物质)	—	48	14	25	42		

細胞质的特性及其反应方向随各种离子的存在与濃度而轉移。离子变化，則产生电現象。在細胞质的不同点上具有质的差异，因之也就有不同的电位水平而引起电力产生。各种离子积极参与建立和維持这种物理-化学环境，它多半决定于呼吸过程。离子产生于有机酸，有机酸与鉄合成物化合时，就造成了近似生理的氧化-还原电位。在从营养状况轉向生殖状况过程中，毫无疑问，氧化-还原电位起着主要作用。在 Eh 值低的时候，由于細胞质中氫含量提高，氫化作用就变成优势。氫首先对蛋白质，确切地说，对它們牢固的价鍵发生作用，使这一些側鏈

上的键,如胱氨酸侧链键、甲烯基键遭到氢化。当氢的电位压力不大时,这些键被削弱,而过大时,则完全被破坏。

各种氧化酶活力的减低与细胞质结构的破坏是同时发生的。例如,细胞色素当有氢存在时就变成不活跃状态,因为它的硫键同蛋白质载体一起被破坏,而氢化血红细胞色素(Геминцитохром)本身不具有酶活力。氢的积累可以从 Eh 统计上判断出来,会在物质转化上引起很大的变动,而其中某一种物质的变动便决定着水稻转向开花。

生长锥氧化-还原电位变化的进程表明, Eh 在 5 片叶龄时达到最小值,这是远在生长锥分化以前。在这个时候脱氢酶的活力达到最大值,不断地释出氢,使电位向 Eh 负值方向移动。在这样条件下,细胞色素氧化酶的作用消失,但是,它对于由氮和有机酸形成的氨基酸所进行的脱氨基作用创造极为有利的环境。在缺氧条件下,可以生成各种不饱和酸。不饱和酸与水化合,转变成羧酸;氨基酸形成后,脱氨基就是以这种方式起作用的。同时,氨基酸作为能量原料被广泛地使用着,并随着醋酸的形成而耗尽。在这两种情况下,有机酸羧基的酸性比相应的 α -氨基酸羧基的酸性要小。这是由于氨基酸的正电荷把自己羧基上的氢质子排斥出来,因而促使有效酸度提高。所以,在脱氨基作用以后,有效酸度的减低是由于氮和带有丧失了“加强酸性效应”的羧基的有机酸的积累。在 5 片叶龄时,生长锥中碱化作用加强,几乎达到中性点。这样低的酸度在穗原基出现以前是看不到的。

总之,表示细胞中物理-化学环境的 Eh 和 pH 变化与细胞色素氧化酶系统、脱氢酶系统的更替有紧密联

系。应当把这些变化看作是在生长锥中生殖状态代替营养状态的开始。这与生长锥中异生长素的动态是相一致的。当 Eh 和 pH 达到最大变动的时期,发现异生长素含量最少,因而其生长过程缩短 2/3,即几乎停顿了。这就是开始分蘖的首要原因。在生长减弱时期,主茎圆锥体中的异生长素在着生有芽的叶腋处发挥其作用。于是芽开始长大,并转变成为侧枝(即分蘖——譯者)。所以,分蘖开始与主茎营养生长受抑制有关,在抑制中,生化过程改变为转向开花所必需的产物合成。在短日照的影响下看到开花便可证实这个结论。其情况以曲线示于图 1。

发现在 12 小时的光照下,生长锥中的各种酶与物理-化学环境之间的相互关系同在自然条件下——

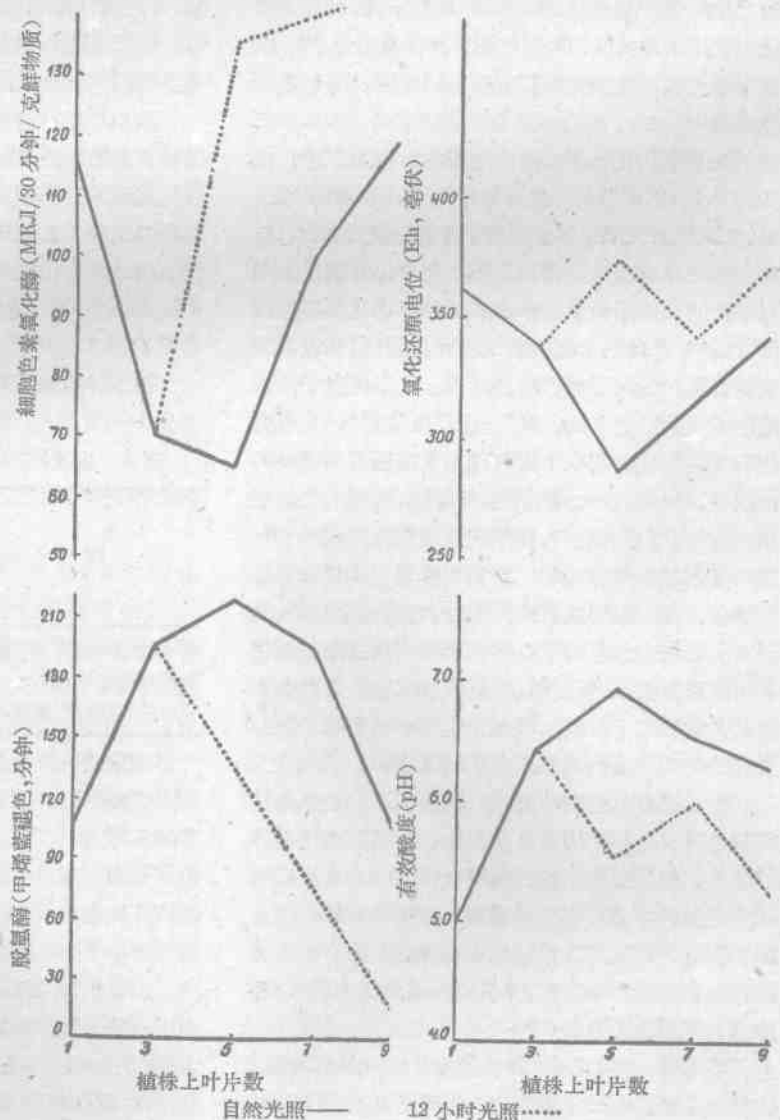


图 1 短日照影响下的开花曲线图

样。然而，它們在時間上是有变动的：短日照下轉折点不是在第5叶齡期，而是在第3~5叶齡之間。就是說，生殖状态代替营养状态与过早地发生还原反应、pH 提高、細胞色素氧化酶活力减小及 Eh 降低是有联系的。

关于还原过程与开花来临的关系，人們早已知道了^[18]。后来，由于电泳研究能够使人弄清多肽和蛋白质参与创造穗形成（以代替叶形成）的条件的生化过程，这就可能更明白地确定水稻轉向开花的时期，和用农业技术措施来有意識地控制穗的形成。

結 論

1. 在轉向开花时，氧化-还原电位在生长錐中不稳定，并在第5叶出現时，即在圓錐体分化以前达到最小值——Eh = 40毫伏。还原反应占有特別明显的优势是以呼吸作用与蛋白质合成为先决条件的。

2. 有效酸度在生长錐中的变化发生在它的分化以前时期。pH 增大是氨基酸脫氨基的作用的結果，引起了氨和帶有丧失了“加强酸性效应”的羧基的有机酸的积累。

3. 主莖圓錐体中异生素含量不大。在出現第5叶时，主莖生长錐中的生长过程即停頓。

4. 主莖生长錐中的深刻的变化发生在它的分化之前。这些变化是轉向开花潜伏期的开始。分蘖初期的生化改建，其結果是到了末期使得穗原基上具有新的形态。

参考文献

- [1] Артеменко, Г. П. Труды Кубанского с. —х. ин-та, вып. 1 (29), 81~87, 1954.
- [2] Артеменко, Г. П. Краснодар, 1955.
- [3] Артеменко, Г. П. Труды кубанского с. —х. ин-та, вып. 2(30), 62~68, 1955.
- [4] Гельман, Н. С. ОБ. Биохимия зерна, Вып. 1, М., 1951.
- [5] Ермаков, А. И. и др. Методы Биохимического исследования растений. М., 1952.
- [6] Ерыгин, П. С. Краткие итоги н. —и. работы за 1957 г. Кубанская рисовая оп. ст., Краснодар, 1958.
- [7] Ерыгин, П. С. и Тишина, Е. Ф. Краткие итоги н. —и. работы за 1955 г. Всесоюзная рисовая оп. ст., Краснодар, 1956.
- [8] Ерыгин, П. С. и Тишина, Е. Ф. Краткие итоги н. —и. работы за 1953~1954 гг. Всесоюзная рисовая оп. ст., Краснодар, 1955.
- [9] Ерыгин, П. С. и Тишина, Е. Ф. Труды Кубанского с. —х. ин-та, вып. 1 (29), 1954.
- [10] Ерыгин, П. С. Труды Государственного ин-та табаководения, вып. 46, 33~47, 1928.
- [11] Ерыгин, П. С. Научно-агроном. журнал №4, 280~296, 1930.
- [12] Ерыгин, П. С. Краткие итоги н. —и. работы за 1951—1952 гг. Всесоюзная рисовая оп. ст., Краснодар, 1953.
- [13] Жуковский, П. М. и Медведев, Т. Усп. совр. биол., 26, 2 (4), 1948.
- [14] Ерыгин, П. С. и Аleshин, Е. П. Краткие итоги н. —и. работы за 1958 г. Кубанская рисовая оп. ст., Краснодар, 1960.
- [15] Зайцев, А. А. ДАН СССР, т. 25, №8, 1939.
- [16] Костичев, С. П. Физиология растений, ч. 1, М. —Л., 1933.
- [17] Краткие итоги н. —и. работы за 1949 г. Тема №6—Селекция и семеноводство, стр. 12—18. Всесоюзная рисовая оп. ст., Краснодар, 1950.
- [18] Красинский, Н. П., Валутин, В. А. и Прикина, Е. А. ДАН СССР, т. VIII, №7, 1947.
- [19] Красинский, Н. П. Ученые записки Горьковского гос. ун-та, вып. 13, 223—242, 1947.
- [20] Красинский, Н. П. и Филиппов, Е. К. Физиология растений, т. 2, вып. 1, 62—69, 1955.
- [21] Красноок, Н. П. и Наталья, О. С. Краткие итоги н. —и. работы за 1950 г. Всесоюзная рисовая оп. ст., Краснодар, 1951.
- [22] Луценко, М. И. Диссертация МГУ, 1954. (цит. по Турковой Н. С. и Ждановой Л. А.).
- [23] Лысенко, Т. Д. Теоретические основы провизации. М., 1935.
- [24] Любименко, В. Н. Сов. Бот. 6, 1933.
- [25] Любименко, В. Н. и Булова, Е. Д. ДАН СССР, 14, 3, 1937.
- [26] Назиров, Н. Н. Физиология растений, т. 4, Вып. 2, 159~163, 1957.
- [27] Опарин, А. И. и Гельман, Н. С. С. Биохимия зерна, Вып. 1, М., 1951.
- [28] Ракитин, Ю. В. и Поволоцкая, К. Л. Физиология растений, т. 4, вып. 3, 285~288, 1957.
- [29] Разумов, В. И. Физиология растений, т. 7, 354~357, 1960.
- [30] Сметанин, А. П. и Ерыгин П. С. Краткие итоги н. —и. работы за 1953~1954 гг. Всесоюзная рисовая оп. ст., Краснодар, 1955.
- [31] Снекая, Н. М. и Филиппович И. И. Журн. общ. биол., т. 21, №3, 1953.
- [32] Туркова, Н. С. Вестник МГУ №9, 1955.
- [33] Туркова, Н. С. и Жданова, Л. А. Итоги и перспективы исследований развития растений. М., 1959.
- [34] Тимирязев, К. А. Соч., т. VIII, стр. 121.
- [35] Тринклер, Ю. Г. Физиология растений, вып. 4, 476~478, 1960.
- [36] Чайлахян, М. Х. Гормональная теория развития растений. М., 1937.
- [37] Чайлахян, М. Х. Физиология растений, т. 5, вып. 6, 541~560, 1958.
- [38] Чайлахян, М. Х. Основы закономерности онтогенеза высших растений. М., 1958.
- [39] Чайлахян, М. Х. и Аксенова Н. П. Физиология растений, т. 6, вып. 6, 699~708, 1959.
- [40] Garner, W. W. and Alland, H. A. J. Agric. Res, Vol. 18, pp 553~606, 1920.
- [41] Klebs, G. Flora, Bd. 11~12, 1918.
- [42] Subba-Rao N. S. Proc. Indian Acad. Sci. 45, №2, pp 91~94, 1957.

(方建雄译 王洪春校)

3. 水稻生理基本問題的研究

第3次报告 氮对水稻的影响

Ерыгин, П. С. Алешин, Е. П.

«Краткие итоги научно-исследовательской работы» за 1959~1960 гг. 167~178 (1962) [俄文]

氮素对水稻的意义是尽人皆知的,它无例外地为所有蛋白质、嘌呤、嘧啶和氨基酸的组成之一,而且也是水稻细胞原生质的基本部分。

水稻吸收的氮呈铵离子与硝酸盐离子的形态^[1]。后者在专门的还原酶作用下(该酶含有作为活性基的金属黄素)迅速被还原为 NH_3 。被吸收进去的和在植物体内生成的氮,与各种酮酸相结合后,成为产生氨基酸的基础,也就是形成蛋白质的基础。所以,在加强水稻氮素营养的情况下,其蛋白质化物的合成强烈地进行着。这首先表现在地上部的生长的促进。同时,氮肥剂量的提高会抑制根的生长^[1]。

关于运用在水稻方面的氮肥的形态问题,不同作者都认为施用铵盐比施用硝酸衍生物能更好而充分地满足水稻对氮的要求^[8,9]。

基于这些工作,可以认为水稻是属于典型的喜氮类型作物。况且,一方面,它在大部分营养生长期需要氮,而另一方面,它又能非常轻易地经受得住过多的这种化合物的作用,而无明显的损害^[1]。

后一种情况引起人们特别的兴趣。大多数作物解除氮毒害作用,其机制基于把氮结合成酰胺的形态。但是,由于水稻在对氮的抗性上大大超过所有其它已知的禾谷类作物,因此,可以设想,水稻消除氮毒害的途径不同于其他作物,而可能属于另一种方式。由于这个缘故,探讨不同剂量的硫酸铵对水稻的影响是很有意思的。此外,生产部门也需要这一类试验,因为,到现在为止,人们还不能指出,须把多少量的氮肥施入土壤,才能对水稻的矿质营养造成最适宜的条件。

试验被设计在库班水稻试验站的试验区。在该试验中,水稻栽培在容纳6公斤土壤的玻璃容器中。土壤取自连作水稻的水稻田,这块稻田栽种水稻有19年之久。肥料是以普良尼什尼科夫营养液形式

施入的,其中含有的氮剂量以硫酸铵若干份^①计算,从0到32份不等。试验重复二次。品种是杜包夫斯基(Дубовский)129。

对供试植株进行了各种观察。测定了生长高度、鲜物质与干物质的积累,不同形态氮的含量,以及不同年龄根的呼吸与呼吸系数;为了确定氮的最初受体,又测定了游离氨酸的变化。

以气体量定法在瓦氏呼吸器内测定^[1]呼吸与呼吸系数,依照巴亚尔金和德米特里耶娃法^[1]测定各种氨基酸,而后用 $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 饱和70%酒精溶液洗纸上斑点,在2M型光电比色计上测定氨基酸量。预先做了每一个别氨基酸的标准曲线。以荧光法测定了异生长素^[1]。而各种形态的氮——总氮、蛋白氮、非蛋白氮和氨态氮的测定是按照通常采用的方法^[2]进行的。

对16天苗龄的水稻的茎和幼根生长的观察结果列于表1。

表1 不同氮剂量对16天幼苗植株的根、茎生长(厘米)和干物质积累(100株克重)的影响

氮剂量*	茎			根		
	高度	鲜物质	干物质	长度	鲜物质	干物质
0	21.0	7.20	2.30	24.5	3.42	0.30
2	25.0	7.65	2.55	22.0	3.35	0.36
4	32.0	7.90	2.90	20.0	3.15	0.32
8	30.0	7.70	2.56	20.0	2.90	0.30
16	27.0	7.50	2.50	16.0	2.50	0.25
32	23.0	7.30	2.35	14.7	2.00	0.20

* 以硫酸铵份数计,以下各表同。

茎、根对各种氮剂量不同的反应引起人们的注意。关于茎,可以完全断定地说,氮剂量增加到4份硫酸铵,就会刺激它们的生长过程,不论就高度增长

① 一份硫酸铵剂量——2.38克盐。

而言，还是就干物质积累而言都是如此；而关于根，就不能这么說。缺氮时，根的延长要比在任何一种氮剂量的环境下要强烈得多。同时，干物质积累在2份硫酸铵情况下为最大，而当硫酸铵含量继续增加时，根的生长则受到抑制。

氮不足时，莖、根的干物质积累就少，但同时已经形成的根的生长却又强烈。这是完全可以理解的，因为氮是植物体内蛋白质与生长素物质代谢的调节者^[8]。

根、莖中异生长素含量与土壤施氮量关系的观察结果列于表2。

表2 氮对16天苗龄的水稻植株根、莖中异生长素含量的影响（微克/1克绝对干物质，4次测定的平均值）

水稻器官	氮 剂 量					
	0	2	4	8	16	32
莖	15	26	44	50	56	60
根	5	14	26	34	56	36

土壤中缺氮，致使干物质积累降低，生理活性物质质量减少。但是，刺激根、莖生长所必需的异生长素含量却不同。正象用水稻莖段和根段的试验证明：将它们放在1/50M含有不同量异生长素的蔗糖溶液中，发现对莖生长最适宜的异生长素浓度变动于30~35微克，而对根则仅变动于7~15微克。土壤缺氮情况下，植物体中1克绝对干物质的异生长素的含量变动于5~15微克，这样的含量有利于加强根的生长，但对于莖来说就显然不够了。另一方面，缺氮就“不允许”水稻“建造”足够量的蛋白质化合物。因此，地上部和地下部的干物重很小。

硫酸铵份数的逐渐增加首先提高蛋白氮含量（表3），因而也就增加了干物重。与此同时，莖生长加强，而根生长则有些缓慢；然后又又是莖生长缓慢。这大概与异生长素浓度增大有关。

将这些资料同植株生长（表1）相比较时，看来它们完全可以说明水稻在高氮环境中生长过程受抑制的原因。然而这样的解释毕竟是太偏了，如果注意到异生长素数量增加的强度，实际情况就要复杂得多。如果氮剂在2~4份硫酸铵时，组织中的异生长素含量几乎增加一倍，那么在8~32份时，这一物质形成的速度就显著降低，同时干物质积累减少。这些事实不能被重视。同时它们表明，当氮剂量超过4份时，植物体内氮代谢的破坏就成为首要地

位。对各种不同形态氮含量的观察结果列于表3。

表3 16天苗龄的稻株中不同形态氮的含量（毫克/克绝对干物质）

氮的形态	氮 剂 量					
	0	2	4	8	16	32
总 氮	2.80	3.40	3.75	3.81	3.95	3.95
蛋白氮	2.40	2.80	3.10	3.05	3.05	2.90
非蛋白氮	0.40	0.60	0.65	0.76	0.90	1.05
氮 态 氮	0.00	0.06	0.12	0.25	0.26	0.30

氮不足时，稻株中氮化合物的合成过程停止，这首先表现在非蛋白氮方面，非蛋白氮的基本部分是游离氨基酸。在没有硫酸铵的环境中，游离氨基酸含量比有氮供应的植株降低30~50%。总氮和蛋白氮含量在第一个处理中也比所有其他的处理要低。

把水稻栽培在不同量的硫酸铵环境中，它合成蛋白质和氨基酸的能力完全表现出来。随着土壤中氮量的增加，蛋白氮和非蛋白氮数量的增加不一样，这个情况是很有益的。前者在4份硫酸铵的情况下数量最大，而后者含量则与所施的硫酸铵量成正比例增长。同时，植物组织中含氮量也在增加。氮的含量增加，很可能是由于氮过多地进入植物体内，使它不能完全同各种受体相结合而大量积累，从而使蛋白质、干物质合成受到抑制，生长过程迟缓。这种抑制当每克干物质中含有0.12~0.15毫克的 NH_4 时就开始表现出来。并且根比莖对氮的过剩更为敏感。后一种情况使人有理由推测：或者是根、莖中具有成分一样而“强度”不同的解除这种化合物毒害的机制，或者是这些机制具有质的差异。

为了了解这点，必需研究在土壤中不同氮剂量的情况下，根、莖中游离氨基酸在量与质上的变化。

莖中氨基酸成分变化的观察结果列于表4。

在16天苗龄稻株的莖中，发现有17种呈游离状态的氨基酸，把它们列于表4。这些氨基酸中，只有脯氨酸未作定量测定，由于其含量低，不足做计量曲线。

列举的数据证明，大多数氨基酸在无氮环境中数量是不大的，只有象谷氨酸，天门冬氨酸及丙氨酸这些活跃的代谢产物是例外。同样应注意的是“丝氨酸+甘氨酸”一组，其含量超过所有的氨基酸。这一事实表明：醋酸盐积极参与氨基转移作用反应，也

表4 不同氮剂量对16天苗龄稻株中游离氨基酸组成的影响(微克/克绝对干物质)

氨基酸	氮 剂 量					
	0	2	4	8	16	32
α -丙氨酸	122.0	187.0	302.0	400.0	400.0	400.0
苯丙氨酸	6.2	20.0	46.0	50.0	50.0	49.0
酪氨酸	92.0	112.0	148.0	172.0	172.0	170.0
丝氨酸+甘氨酸	262.0	282.0	322.0	398.0	377.0	359.0
脯氨酸	微量	微量	微量	微量	微量	微量
脯氨酸	—	—	—	—	—	—
精氨酸	50.5	97.0	162.0	292.0	362.0	400.0
组氨酸	42.0	102.0	140.0	188.0	190.0	190.0
天门冬氨酸	116.0	184.0	292.0	402.0	390.0	380.0
天门冬酰胺	0.0	7.2	37.0	84.0	190.0	275.0
谷氨酸	130.0	182.0	294.0	425.0	400.0	369.0
谷氨酰胺	微量	15.0	68.0	192.0	269.0	308.0
缬氨酸+蛋氨酸	102.0	112.0	149.0	208.0	236.0	237.0
亮氨酸	47.0	75.0	94.2	108.5	120.0	119.0
异亮氨酸	82.0	64.0	52.0	44.0	37.0	19.0

可能参与直接氨基化的反应。

加强氮营养可使氨基酸组成发生数量上的变化。根据这些变化,就可以完全肯定地指出哪些化合物是氮的受体,因而它们也就参与解除氮毒害的作用,并参加细胞各种成分的合成。这些化合物首先是在克列勃斯(Кребс)循环中形成的一些酮酸:丙酮酸、 α -酮戊二酸和草酰乙酸。这些酮酸是产生丙氨酸、谷氨酸及天门冬氨酸的前身。

具有特殊反应能力的这些氨基酸,一方面参加各种氨基转移作用的反应,因而产生其他氨基酸的前身,而另一方面,直接参与蛋白质合成。此外,它们还能解除氮毒害的作用。实际上,如果注意到各种氨基酸数量的变化,那么,把2份硫酸铵提高到32份时,丙氨酸、谷氨酸、天门冬氨酸以及它们的酰胺在增加。但是,这种增长对不同的氨基酸是以不同方式进行的。例如:只有使硫酸铵剂量达到8份时,才能表现出丙氨酸量的增长。在氮更加充足的环境中,其含量不再增加。就是说,靠这个氨基酸的形成而去结合氮是有其一定限度的。天门冬氨酸与谷氨酸的情况同样如此。而且它们的数量大大减少。这是由于两种原因:一方面,形成它们的前身所必需的丙酮酸数量缺乏或者减少了;另一方面,它们生成了酰胺,它们本身就是产生酰胺的前身。为了肯定这点,必须详细地研究表4的数据。数据指出,这些酮酸——包括丙酮酸、 α -酮戊二酸、草酰乙酸等——只要氮剂量达到8份硫酸铵时,就足以可靠地保证去

结合进入植物体内的氮。这表明相当“强有力的”二羧酸与三羧酸循环在茎中的功能。因此,谷氨酰胺和天门冬酰胺的数量也增加了。这说明氮量剂仅在2~4份时,植物体内即已表现出氮过剩,但它是以酰胺的形式储存着。

继续增加硫酸铵剂量时,就会引起氮在不同氨基酸中进行重新分配,即酰胺含量愈益增高。问题想必在于呼吸时所形成的丙酮酸数量在各种氮环境中是一样的。同时,必须记住,这个酸是以各种不同方式为植物细胞所利用:它在克列勃斯循环中被氧化,作为氮的受体,也就是说,形成丙氨酸的源泉。

在水稻茎中,丙酮酸的这些功能的分配,无疑地由相应的各种酶系统调节着,而不允许这个酮酸在按指出的方向“分配”数量时有任何不成比例情形。然而这是十分自然的事情:在茎细胞中,这种分配决定于人们栽种水稻时所创造的周围环境。氮素条件的变化“迫使”水稻把所形成的绝大部分丙酮酸用于同氮的结合。而仅在8份硫酸铵的剂量时出现了丙氨酸最大量的形成。再增高硫酸铵的量,丙氨酸却不再增加。关于天门冬氨酸与谷氨酸的情况也是如此。这就是说,作为氮受体的酮酸具有颇为局限的解毒可能性。

关于酰胺则完全是另一种情况。它们在茎中的含量与施入土壤中的氮量成正比地增长。并且仅在克列勃斯循环内氨基酸的形成实际停止时,酰胺的这种增长才最充分地表现出来。由此可见,酰胺的

主要作用在于解除氨的毒害和儲存氨。

除了解除氨毒害的上述两种主要方法外,事实并已肯定地表明,还有以前没有被发现的第三种方法——这就是氨通过精氨酸的形成而被結合。

事实上,在所有其他氨基酸中(丙氨酸、谷氨酸及天门冬氨酸除外),精氨酸在植物体内大量的积累着。因此,可以预料,精氨酸在其成分中含氮32%,即比任何其他一种氨基酸所含要多得多,它和酰胺一起,应当成为結合氨的化合物。这些氨进入植物体内后是过剩而不能用于蛋白质的合成的。

在氮不足的情况下,植物体内大部分的精氨酸,大概是通过形成尿素的鳥氨酸循环而被分解的。尿素在尿酶作用下产生氨,而后者则被用于合成新的氨基酸。这件事可用来解释在无氮栽培的植物茎中精氨酸量少的原因。

象 β -羧基丁酸衍生物的酰胺,不同于其他的氨基酸。增加氮剂量时,它的量则减少。如果假设羧基丁酸是二个醋酸盐残基的縮合作用的产物,减少的原因就非常容易解释了。問題大概在于土壤中氨过剩时,醋酸盐除参与其他的反应以外,还能产生甘氨酸的前身。这就意味着用于合成羧基丁酸的醋酸盐数量会减少,同时酰胺数量也减少。因而,在

酰胺的例子可以看出,当把过多的氮引入水稻时,胺态氮的分配是这样进行的:它在植物体内造成氨基酸在量和质上的比例关系,而这种比例关系多少有利于蛋白质的合成。这种利益对水稻所有的器官与組織都是同样的。

所以,在水稻茎中,酰胺与精氨酸是解除氨中毒机制的基本組成“部分”,而丙氨酸、天门冬氨酸和谷氨酸只不过是对于这个机制有些帮助罢了。

关于水稻根的情形有些不一样。在根内,也象在茎中一样,发现有17种游离状态的氨基酸:胱氨酸、賴氨酸、組氨酸、天门冬酰胺、精氨酸、谷氨酰胺、絲氨酸、甘氨酸、天门冬氨酸、谷氨酸、酰胺、酪氨酸、苯丙氨酸、賴氨酸、亮氨酸、脯氨酸及 α -丙氨酸。但是,根中数量变化的性质不同于茎中。首先,应当指出,只在較年幼的根内,氨基酸数量接近于茎,而較为成年的根内,游离氨基酸极为貧乏。值得注意的是:在氮剂量增加情况下,根中所有这17种氨基酸的含量,没有象在茎中那样的变动,只是丙氨酸、酪氨酸、苯丙氨酸、組氨酸、天门冬酰胺、谷氨酸、賴氨酸、絲氨酸+甘氨酸及酰胺发生很大的变化。

对这些氨基酸的观察的结果列于表5。

表5 不同氮剂量对16天水稻苗的根中各种氨基酸含量的影响(微克/克干物质)

氨基酸	氮 剂 量					
	0	2	4	8	16	32
α -丙氨酸	104	212	360	490	487	482
酪氨酸	112	140	175	210	215	200
苯丙氨酸	19	57	101	98	87	87
絲氨酸+甘氨酸	280	280	346	420	420	—
組氨酸	148	167	189	222	251	250
天门冬酰胺	142	144	168	200	212	209
谷氨酸	150	182	194	267	252	254
胱氨酸	72	76	80	82	—	—
亮氨酸	68	84	79	115	131	—
酰胺	89	69	35	12	0	0

仔細研究所举例的结果就不难看出:在根内,丙氨酸多于其他氨基酸的形成,因而解除根中氨毒害的机制与这个氨基酸的形成有紧密的联系。瑪朗沃尔塔^[3]和本文作者之一首先注意到了这点。在这以前,他們发现在非常年幼的稻苗中,通过酰胺去結合氨的过程不存在,而于稍晚,接近1~2叶期时,才有此过程。但在根中,根据所引証的資料,通过丙氨酸及其衍生物的形成而解除氨的毒害作用是解除这个

物质毒害的主要方法。如果考虑到下述情况,这是十分明显的。水稻幼根和較老根的尖端的呼吸作用是需氧的糖酵解作用,而其呼吸系数超过一。这就是說,作为这种呼吸类型的最終产物将是丙酮酸。丙酮酸被用于結合进入水稻的氮。因而,在水稻根中,接受氮的途径同时也就是解除氨毒害作用的途径。

如果把表1的数据与表3和表5的数据加以比

較,那么可以看出,当根中含有0.06毫克氮时,即在2份硫酸銨时,可以观察到:尽管与呼吸有关的干物质在这种情况下积累最大,可是根的生长受到抑制。根生长受到强烈的抑制是从8份硫酸銨时开始的。在这种环境下,丙氨酸停止合成。这就是說,氮进入根內,不受控制,它不断地积累,直至根組織細胞中的一切生理过程都受到明显的抑制。

所以,丙氨酸是解除根中氮毒害机制的主要組成“部分”,考虑到干物质积累时,2份硫酸銨的氮剂量是对水稻根生长的最适剂量。

結 論

1. 用杜包夫斯基 129 水稻品种进行的盆栽試驗确定了莖和根以不同的方式对待不同的氮剂量。水稻根在2份硫酸銨的氮剂量时生长良好,而莖則要在4份时才生长良好。这分別相当于1公頃連作地上90和180公斤有效作用的氮肥。

2. 在氮过剩(硫酸銨4份以上)和在缺氮环境中的幼年稻株,其生长都受到抑制。干物质的积累停止。

3. 植物体内含氮物质的代謝随着土壤中氮量的增加(4份以上)而遭破坏。氮的积累显然是抑制水稻生长的主要原因。

4. 在水稻的根和莖中,氮毒害的解除是由不同

的机制在起着作用来进行的。地上部中执行这一机能的是精氨酸和单氨基二羧酸的酰胺,例如丙氨酸。在根中,氮毒害的解除是通过丙氨酸及其衍生物形成而使氮結合的途径来进行的。

参考文献

- [1] Бояркин, А. Н., Дмитриева, М. И.: Физиология растений. т. 5, вып. 4, 1958.
- [2] Вальтер, О. А. Пиневич, А. М., Варасова, Н. Н.: Практикум по физиологии растений с основами биохимии. М., 1957.
- [3] Зёдинг, Г. Ростовые вещества растений. И. Л. М., 1950.
- [4] Умбрейт, В. В. Буррис, Р. Х., Штауффер, Д. Ф.: Манометрические методы изучения тканевого обмена. И. Л. М., 1951.
- [5] Ракитин, Ю. В., Поволоцкая, К. Л.: Физиология растений, т. IV, вып. 3, 1957.
- [6] Хьюит, Т. Э.: Песчаные и водные культуры в изучении питания растений И. Л. М. 1960.
- [7] Libatique, P.: Philippine Agric. Vol. 20, №2, 1931.
- [8] Malavolta, E.: Plant physiol. Vol. 29, 1954.
- [9] Zsoldos, F. Naturw. B. 44, 1957.

(方建雄譯 唐 揚校)

4. 肥料对水稻碳水化合物代謝、 氮代謝和产量的影响

Крапивенко, Л. Г.

«Краткие итоги научно-исследовательской работы.» за 1959~1960 гг., 75~79. (1962) [俄文]

国内外有很多文献都探討过肥料对水稻作物的影响。但其中报导的资料只是有关籽粒产量^[1,2,3,4,5,6,7,8]。而矿质肥料对植物化学成分的影响却研究得很少^[9],化学成分决定植物有机体的物质代謝。我們現已处在这样的水稻耕作水平上,就是說,使我們关心的已經不是一般产量,而是为人类所必需的淀粉及其他化合物的含量。

本文叙述的材料是有关阐明矿质营养元素对水稻碳水化合物代謝、氮代謝及产量的作用。

工作是在克茲尔-奥尔金省 Сыр-Дарьинский 地区“共产主义”集体农庄的水稻生产田中进行的。

品种是“杜包夫斯基 (Дубовский) 129”。施入如下的肥料:氮、磷、鉀;氮+磷、氮+鉀、磷+鉀;氮+磷+鉀。开始有效量为每公頃氮120公斤、磷90公斤、鉀60公斤。1957年鉀量—30公斤。肥料形态:硫酸銨、过磷酸鈣和氯化鉀。肥料在秧苗末期,即在出現3~4片叶子的时候一次施入土壤中。1957年前作是玉米。

在五月上旬,手播和机播。試驗地面积为600~1000平方米,重复二次,水分状况——固定的淹灌层20厘米。按照别尔特朗 (Бертран) 的方法測定碳水化合物,按照凱氏法測定氮。