

超级杂交稻两优培九生育后期的光合特性和同化产物的分配*

陈炳松 张云华 李霞 焦德茂*

(江苏省农业科学院农业生物遗传生理研究所, 原子能农业利用研究所, 江苏 南京 210014)

摘要 以杂交稻组合品种(以下简称品种)汕优 63 和两优培九为材料, 测定了光合速率, PS II 光化学活性, 活性氧代谢, $^{14}\text{CO}_2$ 同化产物分配的指标。结果显示: 在生育后期, 与汕优 63 相比, 两优培九在不同光强下具有较高的光合能力; 在逆境条件下, 原初光化学效率(F_v/F_m)的下降及 O_2^- 产生速率和MDA 含量增长相对较少, 表明其具有较强的耐光抑制光氧化能力; 通过用同位素 ^{14}C 对光合同化产物运转分配进行研究, 发现两优培九光合同化产物向穗部的运转速率和分配比率均较高, 表明其具有较好的源库协调性。上述有关光合同化产物的分配特点可能是超级稻高产的生理基础。

关键词 杂交稻; 光合能力; 耐光抑制/光氧化; 同化产物的分配

中图分类号: S511 文献标识码: A

Photosynthetic Characteristic and Assimilate Distribution in Super Hybrid Rice Liangyoupeijiu at Late Growth Stage

CHEN Bing-Song ZHANG Yun-Hua LI Xia JIAO De-Mao*

(Institute of Agricultural Genetics and physiology, Institute of Atomic Energy for Application in Agriculture, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

Abstract Using hybrid rice cultivars Shanyou63 and Liangyoupeijiu as the experimental materials, photosynthetic rate, PS II photochemical efficiency, the indexes of metabolism of active oxygen and $^{14}\text{CO}_2$ assimilate distribution were measured. In comparison with Shanyou63 at late development stage, Liangyoupeijiu was of higher photosynthetic capacity under different light intensity, the decrease of primary photochemical efficiency (F_v/F_m) and the increase of O_2^- generation rate and MDA content were relatively less under the stress condition, which demonstrated that Liangyoupeijiu was of tolerance to photoinhibition and photooxidation. Transport rate and distribution ratio of photosynthetic assimilate to ear were all higher, which indicated that Liangyoupeijiu have better coordination of source-sink in terms of the studies on photosynthetic assimilate using isotope. The above photosynthetic characteristics and assimilate distribution is possibly the physiological basis of superhigh yield in hybrid rice Liangyoupeijiu.

Key words Hybrid rice; Photosynthetic characteristic; Photoinhibition/photooxidation; Assimilate distribution

20 世纪 60 年代, 我国水稻实现矮秆化后, 通过株型优化使产量有了大幅度提高。在此基础上, 70 年代实现杂交水稻三系配套并在生产上大面积应用以来, 使产量有了进一步提高, 同时也引起了全世界的普遍关注。但是, 从 80 年代中后期开始,

我国杂交稻产量处于徘徊不前的局面^[1]。如何进一步提高杂交稻产量水平已成为当前的重要课题, 我国育种家提出籼粳亚种杂交和改善株型相结合将是杂交水稻产量进一步提高的重要途径^[2, 3]。近几年, 江苏农业科学院与湖南杂交水稻研究中心合作育成

* 基金项目: 国家重点基础研究发展专项经费资助项目(批准号: G1988010100)

作者简介: 陈炳松(1941-), 男, 江苏镇江人, 副研究员, 主要从事核农学研究。

* 联系作者: E-mail <photosyn@public.js.cn>

Received on(收稿日期): 2001-11-27, Accepted on(接受日期): 2002-04-01

了两系籼粳杂交稻两优培九 (Peiai64/9311)。根据育种家分析, 这种类型的杂交稻是重穗型品种, 虽然不是典型籼粳交组合, 但亲本具稃性因子且比原来籼型杂交稻有较大优势, 特别是其具有穗大粒多特点, 每穗粒数 (库) 增加, 这是两优培九的增产的基础。随着该品种在生产上的推广, 目前从形态上有较多的研究^[4], 但从源的角度研究库源协调和源的生理特性的报导尚不多见。本文以两优培九和我国生产上主栽品种汕优 63 为材料, 在产量形成关键的生育后期来研究两优培九增产的生理基础。

1 材料和方法

1.1 材料

选用江苏省农业科学院粮食作物研究所提供的两系法亚种间杂交稻 Peiai64/9311 和三系法籼型杂交稻汕优 63 为材料, 种子用 5% H_2O_2 消毒 5 min 后在水中浸泡 24h, 浸泡过的种子放在 35 °C 恒温箱中培养 48h 催芽萌发。5 月 12 日播种, 6 月 12 日插秧移入盆钵中 (每盆 5 穴, 每穴 1 苗), 生长在江苏省农业科学院遗传生理所网室内, 样本供生理测定。另外在粮食作物研究所实验田中采取随机区组设计, 3 次重复, 小区面积为 1.5 m × 1.5 m, 按常规施肥, 灌水等管理。在成熟期收获各小区代表性地块, 稻穗脱粒风干后称重, 在室内进行考种。

1.2 叶片气体交换的测定

用 Li-6200 光合测定系统, 测定水稻抽穗期连体剑叶的光合 CO_2 气体交换。气源为压缩空气 (CO_2 浓度为 350 $\mu L/L$), 光源为卤素灯, 通过调节灯与叶室之间的距离来改变到达叶表面的光强。灯与叶室之间有一流动水槽以降低叶室的温度, 叶室的温度保持在 30 °C, 相对湿度为 60%, 光量子通量密度 (PFD)、 CO_2 浓度, 温度等参数均由该系统直接测出。分别测定 200、400、600、800、1200 $\mu mol/m^2 \cdot s$ 光强下的光合速率, 每一点测定 5 个重复, 然后绘出光强—光合曲线。

1.3 光氧化处理和耐光氧化鉴定

根据 Jiao (1992) 方法^[5], 于分蘖期—抽穗期对上述两品种进行耐光氧化鉴定, 将水稻离体叶片 10 张放入瓷盘中, 注满自来水, 用玻璃压住避免叶片浮起, 在晴天照光 8d, 每天照光 13h 左右, 用换水方法, 保持温度不超过 35 °C, 白瓷盘中的水处于低 CO_2 、低 O_2 的条件, 经 5~8d 以叶绿素含量和叶色衰减级别来鉴定耐光氧化级别, 同时对孕穗期光氧

化处理的叶片每隔 2d 取样测定有关生理指标, 3 次重复。用于处理鉴定的叶片的叶位为分蘖、拔节、孕穗期采取主茎倒二叶, 抽穗期采取剑叶。

1.4 叶绿素含量测定

叶圆片浸于 80% 丙酮中, 暗中静置, 待叶圆片脱色, 按 Arnon (1949) 方法^[6], 用 UV-754 型分光光度计测定叶绿素含量。

1.5 蛋白质含量测定

根据 Bradford (1979) 方法进行测定, 用牛血清蛋白作为标准品^[7]。

1.6 O_2 产生速率的测定

根据王爱国 (1990) 等方法进行测定^[8]。

1.7 MDA 含量测定

按林植芳 (1984) 等方法测定^[9]。

1.8 叶绿素荧光参数的测定

于孕穗期对光氧化处理的叶片每隔两天进行叶绿素荧光参数的测定, 根据 van Kooten O, Snel J F H (1990) 方法^[10], 用 FM S 荧光仪 (Hansatech, U K) 进行叶绿素 a 荧光参数测定; 经暗适应 5 min 后, 先照弱检测光 ($0.12 \mu mol/m^2 \cdot s$) 可测得初始荧光 F_0 , 再照射饱和脉冲光 ($4000 \mu mol/m^2 \cdot s$), 可测得最大荧光 F_m , 然后按公式 $F_v = F_m - F_0$ 计算出可变荧光 F_v , PS II 原初光化学效率 F_v/F_m 。

1.9 $^{14}CO_2$ 标记与放射性强度的测定

$^{14}CO_2$ 标记: 分别于孕穗期、齐穗期和齐穗后 10d、20d、30d 进行 $^{14}CO_2$ 标记。每次每品种标记 6 穴, 标记前每穴选取 6~10 株生长一致的茎蘖, 每株留上部 3 张叶片, 余下叶片和分蘖一起剪去, 供标记测定光合同化产物运转分配; 在齐穗后 10d 每品种另取盆栽的水稻选 20 株生育期一致的主茎 (或大分蘖), 每株剪去下部叶片, 留上部三叶并测量每张叶的长和宽, 计算出叶面积挂牌, 供同室标记测定灌浆 (盛) 期的平均相对光合能力。 CO_2 在外部配制好后通过乳胶管送入同化室, 使同化室内的 $^{14}CO_2$ 强度达 400 μCi , $[CO_2]$ 达 1300 $\mu L/L$, 每次标记时间为 2h。分别于标记后 2h, 第 5d 及成熟期 3 次取样。每次每品种每处理取样 2 份, 每份包含 3 个单株。取回的样分穗、叶、茎鞘三部分经烘干、称重、剪碎、磨粉、湿消化后制成测定样^[11, 12], 用 2107 型液体闪烁计数仪测定样品的放射性脉冲强度 (cpm)。

结果表示如下:

$^{14}CO_2$ 同化产物在各器官的分配比率 = [某器官

的放射性脉冲强度 (cpm) / 全株的放射性脉冲强度 (cpm)] $\times 100\%$

平均相对光合能力 = 全株的放射性脉冲强度 (cpm) / 上部三叶的面积之和 (cm^2)

结果均取两份样的平均数。

2 结果

2.1 两个杂交稻品种功能叶光合能力

植物的光合作用是物质生产的生理基础。我们

比较了两个杂交稻品种光合能力 (图 1 A), 结果显示两优培九在抽穗期剑叶的饱和光合速率比汕优 63 高 13%。同时还看出在不同的光强下 (200~1200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$), 光合速率两优培九均高于汕优 63。另外在灌浆盛期用同位素 ^{14}C 测定了两个杂交稻品种剑叶、倒二叶、倒三叶平均相对光合能力 (图 1. B) 也表现有同样的趋势。看来超级稻两优培九光合作用能力具有一定的光合优势, 在较低和较高的光强下都有较强的光能利用能力。

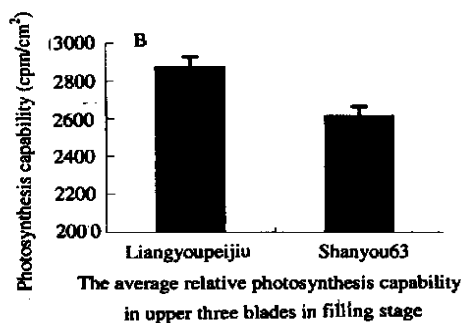
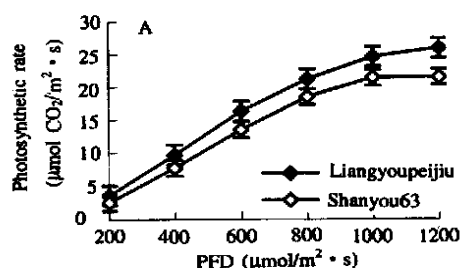


图1 汕优 63 和两优培九光合能力的比较 A. 光—光合曲线 B. 用 $^{14}\text{CO}_2$ 示踪测定的光合能力

Fig. 1 Comparison of the photosynthetic capability in Shanyou63 with that in Liangyoupeijiu

A. Light-Photosynthesis curves B. Photosynthesis capability measured by $^{14}\text{CO}_2$ trace

2.2 两个杂交稻品种自然条件下剑叶叶绿素含量的变化

从图 2 我们可以看出两个杂交稻品种从抽穗期到抽穗后 40d 叶绿素含量变化, 在抽穗后 10d 内叶绿素含量略有上升, 到抽穗 10d 后叶绿素含量逐渐下降。比较两个品种两优培九叶绿素含量下降幅度要比汕优 63 的小得多, 从抽穗期到抽穗后 40d, 两优培九叶绿素含量下降了 48.2%, 而汕优 63 下降

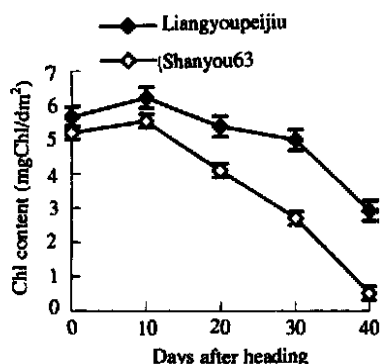


图2 自然条件下汕优 63 和两优培九生育后期的叶绿素含量的变化

Fig. 2 The change of Chl content in Shanyou63 and Liangyoupeijiu leaves at late growth stage under natural condition

了 85%, 这也说明在生育后期两优培九较汕优 63 不易早衰。

2.3 光氧化处理条件下, 两个杂交稻品种的光抑制, 光氧化表现

在非环境胁迫条件下叶片的 PS II 光化学效率 (F_v/F_m) 极少变化, 然而遭受光抑制时叶片这一参数明显下降, 因此, 它是反映光抑制的良好指标和探针^[13], 图 3 A 显示, 随光氧化处理时间的延长, 两个杂交稻品种 F_v/F_m 都有不同程度的下降, 但汕优 63 下降速度要快于两优培九, 经过 8d 的光氧化处理后, 两优培九 F_v/F_m 下降了 52.7%, 而汕优 63 下降了 69%。

一些研究表明光氧化伤害几乎在任何条件下都是由活性氧所导致的, 图 3 D. E 可看出随光氧化处理时间的延长 O_2^- 逐渐积累, 同时导致膜脂过氧化产物 MDA 的不断积累, 由于 O_2^- 含量不断增加导致叶绿素含量和蛋白含量都在逐渐下降 (图 3 B. C)。经过 8d 的光氧化处理 O_2^- 的产生速率两优培九比处理前增加了 1.2 倍, 汕优 63 比处理前增加了 2.2 倍; MDA 的含量: 两优培九比处理前增加了 3.2 倍, 而汕优 63 比处理前增加了 5.6 倍; Chl 含量和蛋白的含量变化: 两优培九分别比处理前下降

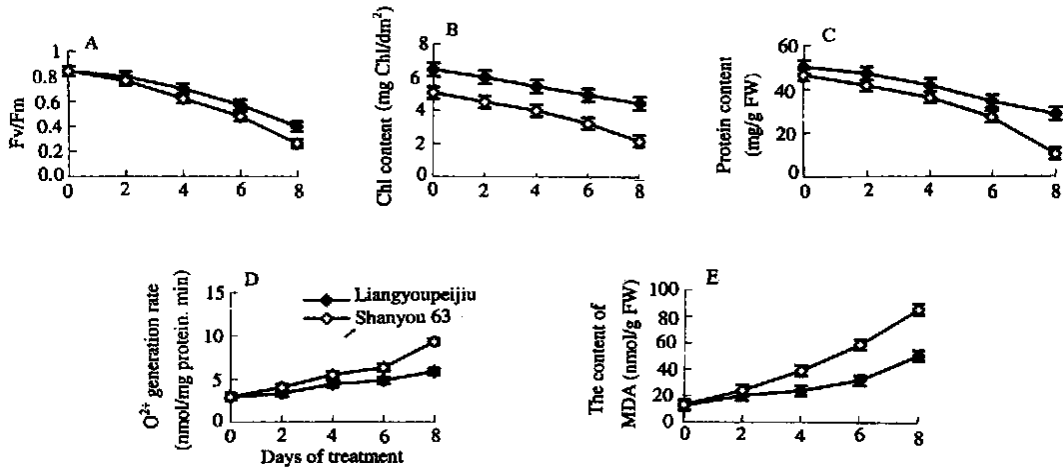


图3 汕优 63 和两优培九在光氧化条件下 Fv/Fm, Chl 和蛋白质含量, O₂⁻ 和 MDA 含量的变化

Fig. 3 The changes of Fv/Fm and the content of Chl, protein, O₂⁻ and MDA in Shanyou 63 and Liangyoupeijiu leaves under photooxidation condition

表 1 不同生育期叶片耐光氧化鉴定结果

Table 1 Identification of tolerance to photooxidation at different growth stage

品种 Cultivar	光氧化级别 Grade of photooxidation			
	分蘖期	拔节期	孕穗期	抽穗期
	Tillering	Jointing	Booting	Heading
两优培九 Liangyoupeijiu	3	3	3	3
汕优 63 Shanyou63	4	4	4	5

注: 经光氧化处理后叶片保持绿色, 鉴定为 1 级; 叶尖变黄, 其余部分保持绿色, 鉴定为 2 级; 叶片 1/3 变黄鉴定为 3 级; 叶片 1/2 变黄鉴定为 4 级; 叶片基本变黄鉴定为 5 级。

了 30.5% 和 43%, 而汕优 63 二者含量都比处理前下降了 77.8%。根据我们对不同生育期耐光氧化鉴定结果, 也表明两优培九比汕优 63 耐光氧化(见表 1)。

2.4 两个杂交稻品种¹⁴CO₂ 光合同化产物的运转分配情况

叶片的光合产物必须较多地运向穗部才能达到高产目的, 因此说光合产物从源到库的运输快慢与其在器官分配比率大小是影响其经济产量的一个指标。图 4 A 是在孕穗期标记的¹⁴CO₂ 光合同化产物不同时间在穗部的分配情况, 从该图我们可以看出经过 5d 两优培九穗部光合同化产物所占比率比汕优 63 提高了约 10%。图 4 B 显示齐穗后 10d 标记后 2h ¹⁴CO₂ 同化产物在各器官运转分配情况, 两优培九有 36.06% 送往穗部, 而汕优 63 只有 25.57% 送往穗部; 未从叶部运出的光合产物两优培九是 47.41%, 汕优 63 是 53.66%; 停留在茎部的光合产物两优培九是 16.54%, 汕优 63 是

20.78%。从图 4 A、B 数据说明两优培九的物质运转速率要比汕优 63 高。图 4 C 显示不同时期标记的¹⁴CO₂ 同化产物成熟期在穗部的分配情况, 可以看出在孕穗期, 齐穗后 10d、20d 二者没有明显差别, 而在齐穗期两优培九有 71.80% 运往穗部而汕优 63 只有 61.80% 二者相差约 10%。在齐穗后 30d, 两优培九光合同化产物向穗部运转仍然维持较高比率(82.04%), 比汕优高 39.83%。

2.5 产量构成因素分析

从表 2 可以看出两优培九每公顷颖花数较多, 比汕优 63 高 28.6%; 每穗粒数比汕优 63 高 37%; 加上两优培九的灌浆期又比汕优 63 多 7d 左右。因此两优培九的产量比汕优 63 增长了 17%。

3 讨论

20 世纪下半叶我国水稻产量的提高, 主要经历了两次大的飞跃, 一是矮秆育种使水稻产量由 2.5 t/hm² 提高到 4 t/hm²; 二是杂种优势利用使产量已增加到 7~8 t/hm²。其中三系籼型杂交稻汕优 63 长期以来是我国的主栽品种, 近来汕优 63 的面积虽然逐年下降, 但其霸主地位仍难动摇^[14]。说明它在我国是一个适应性广的高产品种。通过我们的生理鉴定来看, 该品种耐荫性较好, 但抗光氧化能力较差^[15], 特别是生育后期低温强光下易早衰影响籽粒的充实度, 因此年间产量的表现尚不稳定。要进一步选育更为高产、稳产品种, 看来不但要在穗粒结构上进一步加以改善, 同时也要从生理

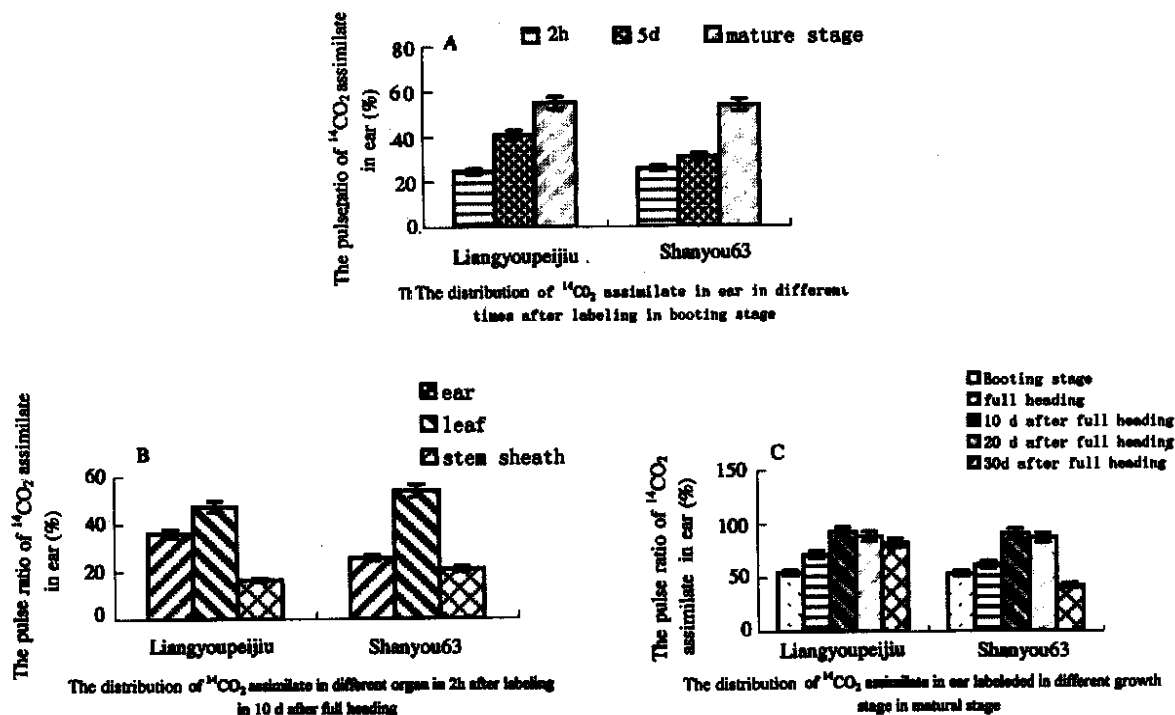


图 4 汕优 63 和两优培九用¹⁴CO₂ 示踪法测定的同化物的运输和分配状况

Fig 4 The measurement of assimilate transport and distribution with ¹⁴CO₂ isotope trace in Shanyou63 and Liangyoupeiiju

表 2 产量构成因素

Table 2 Grain yield and its components

品种 Cultivar	穗/公顷 P/hm ² (10 ⁵)	粒/穗 G/P	颖花/公顷 S/hm ² (10 ⁷)	结实率 SSR	千粒重 1000-GW (g)	每公顷产量 Y/hm ² (kg)	增产率 Ratio (%)	全生长期 GD (d)
两优培九 Liangyoupeiiju	23.1 ± 0.9	211 ± 10	48.74 ± 1.5	85%	27	11190	117	144
汕优 63 Shanyou63	24.6 ± 1.1	154 ± 7	37.88 ± 3.6	90%	28	9540	100	139

Note: P/hm² = panicle/hm² G/P = grain/panicle S/hm² = spike/hm² SSR = seed setting rate 1000GW = 1000 grain weight Y/hm² = yield/hm² GD = growth duration

性状进一步加以改善,使其能更好地适应环境的变化。近年来,新培育的两优培九经多年大田比较来看它比汕优 63 具有较高的增产潜力,一般增产 15% 左右。它的显著特点是库的粒数有较大的增多,说明源库之间有较好的协调性。为了维持较大库必须有良好的源。根据近 3 年我们的研究结果来看,两优培九源的功能较强,表现在不同的光强下具有较高的光合能力;在逆境条件下,具较强的耐光抑制、光氧化能力和相对不易早衰等特点;所制造的光合同化产物能较多运向穗部。当然,我们也注意到对这一研究结果不同作者有不同的报道^[16, 17],这可能与他们的栽培条件不同,因而生长

状况不同所致。看来上述生理上的优势可能是两优培九稳产、高产的生理基础。另一方面,虽然两优培九每穗的粒数增多,但结实率偏低;且在生育后期遭遇低温时常易出现早衰、灌浆不良造成籽粒充实度降低的现象,这方面还需要进一步从生理上加以研究。值得注意的是,我们近年的研究,已将 C₄ 基因转入 C₃ 植物水稻中,其光合能力提高 55%,并增强耐光抑制/光氧化能力^[18]。这可能是解决目前超级稻易早衰、籽粒充实度差的一条途径。看来今后常规育种和生物技术相结合可能是进一步提高产量的有效途径。

References

- [1] Sun Z-X (孙宗修), Cheng S-H (程式华). *Hybrid Rice Breeding from Three Lines to Two Lines, and to One Line* (杂交水稻育种—从三系到二系到一系), Beijing: China Agriculture and Technology Publisher, 1994 96~ 103
- [2] Yuan L-P (袁隆平). Hybrid rice breeding for super high yield *Hybrid Rice* (杂交水稻), 1997, (6): 1~ 3
- [3] Cheng S-H (程式华), Liao X-Y (廖西元), Min S-K (闵绍楷). Researcher on super rice of China, background, target and ponder on related problem. *China Rice* (中国稻米), 1998, (1): 3~ 5
- [4] Cheng S-H (程式华), Zhai H-Q (翟虎渠). Comparison of some plant type components in super high-yielding hybrids of intersubspecies rice *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2000, 26: 711~ 718
- [5] Jiao D M. Mass screening for rice germplasm tolerated to photoinhibition *Phytosynthetica*, 1992, 26: 399~ 404
- [6] Arnon D I Copper enzymes in isolated chloroplast: polyphenol oxidase in *Beta vulgaris* *Plant Physiol*, 1949, 24: 1~ 15
- [7] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantity of protein utilizing the principle of protein dye binding *Anal Biochem*, 1976, 72: 248~ 254
- [8] Wang A-G (王爱国), Luo G-H (罗广华). Quantitative relation between the relation of hydroxy lamine and superoxide anion radicals in plants *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 1990, (6): 55~ 57
- [9] Lin Z-F (林植芳), Li S-S (李双顺), Lin G-Z (林桂珠) *et al* Superoxide dismutase activity and lipid reoxidation in relation to senescence of rice leaves *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1984, 14: 238~ 243
- [10] van Kooten O, Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth Res*, 1990, 25: 147~ 150
- [11] Che S-H (车玉萍), Cheng L-L (程励励), Lin X-X (林心雄) *et al* Simple procedure for determination of ^{12}C and ^{14}C of soil and plant material *Soils* (土壤), 1992, 24: 110~ 112
- [12] Chen Z-Y (陈子元), Wen X-F (温贤芳), Hu G-H (胡国辉). *Nucleus Technology and Its Application in Agricultural Science* (核技术及其在农业科学中的应用). Beijing: Science Publisher, 1983, 508~ 533
- [13] Xu D-Q (许大全), Zhang Y-Z (张玉忠), Zhang R-X (张荣铎). Photoinhibition of photosynthesis in plants *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 1992, 28: 237~ 243
- [14] Cheng S-H (程式华), Min S-K (闵绍楷). Situation and prospect of rice variety in China *China Rice* (中国稻米), 2000, (1): 13~ 16
- [15] Jiao Demao, Li Xia. Cultivar differences in photosynthetic tolerance to photooxidation and shading in rice (*Oryza sativa* L.) *Phytosynthetica*, 2001, 39: 167~ 175
- [16] Wang Z-Q (王志芹), Yang J-C (杨建昌), Zhu Q-S (朱庆森) *et al* Reasons for poor grain plumpness in intersubspecific hybrid rice *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1998, 24: 782~ 787
- [17] Yan J-M (严建明), Zhai H-Q (翟虎渠), Zhang R-X (张荣铎) *et al* Studies on characteristics of photosynthesis and assimilate transportation in heavy ear hybrid rice *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2001, 27: 261~ 266
- [18] Jiao Demao, Li Xia, Huang Xueqing *et al* The characteristics of CO_2 assimilation of photosynthesis and chlorophyll fluorescence in transgenic PEPC rice *Chinese Science Bulletin* (中国科学通报), 2001, 46: 1080~ 1084

《中国水稻科学》2003年征订启事

《中国水稻科学》为中国水稻研究所主办的全国性、学术性季刊，主要报道以水稻为研究对象的未经发表的原始论文。所设栏目包括研究报告、研究简报、研究快报、研究简讯、实验技术、学术专论、文献综述等。读者对象为国内外从事水稻科研、教学、生产和管理的有关人员。

2003年，《中国水稻科学》为季刊，大16开本，96页，国内外公开发行。每期定价10.00元(全年40.00元)，邮发代号32-94，国外代号Q 6533。读者可在各地邮政局订阅，也可向编辑部订阅。《中国水稻科学》编辑部通讯地址：杭州市体育场路359号中国水稻研究所内。

邮政编码 310006 电话: 0571-63370278 E-mail: cjrs@fy.hz.zj.cn