

## 旱种水稻结实期茎中碳同化物的运转及其生理机制

杨建昌 徐国伟 王志琴 陈新红 朱庆森\*

(扬州大学农业部作物栽培生理重点开放实验室, 江苏扬州 225009)

**摘要** 以杂交水稻汕优63和籼稻扬稻6号为材料,研究了旱种(地膜覆盖栽培)水稻结实期茎中碳同化物的运转及其生理机制。结果表明,抽穗至成熟期旱种水稻标记<sup>14</sup>C从茎中向籽粒的再分配、茎中非结构性碳水化合物(NSC)的运转率及其对籽粒的贡献率均显著高于水种(常规栽培)水稻。水稻旱种后籽粒中的蔗糖合成酶和酸性转化酶活性、茎中 $\alpha$ -淀粉酶和 $\beta$ -淀粉酶活性均增加,以蔗糖合成酶和 $\alpha$ -淀粉酶尤为明显。茎中 $\beta$ -葡萄糖苷酶和淀粉磷酸化酶活性在旱种和水种间无显著差异。茎中淀粉和<sup>14</sup>C向籽粒的运转量与籽粒中蔗糖合成酶活性、茎中 $\alpha$ -淀粉酶和 $\beta$ -淀粉酶活性呈极显著正相关,与 $\beta$ -葡萄糖苷酶和酸性转化酶活性相关不显著,与淀粉磷酸化酶活性呈显著负相关。表明水稻旱种后促进了茎中NSC向籽粒的运转,对籽粒中蔗糖合成酶和茎中 $\alpha$ -、 $\beta$ -淀粉酶活性的增加起重要作用。

**关键词** 水稻;旱种;碳运转;淀粉水解酶;蔗糖合成酶  
中图分类号:S511.1043

## Remobilization of Carbon Assimilates in the Stems during Grain Filling and Its Physiological Mechanism in Dry-cultivated Rice

YANG Jian-Chang, XU Guo-Wei, WANG Zhi-Qin, CHEN Xin-Hong, ZHU Qing-Sen

(Key Lab of Crop Cultivation & Physiology, Ministry of Agriculture, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu, China)

**Abstract** With the *indica* hybrid combination of Shanyou 63 and *indica* cultivar of Yangdao 6 as materials, the remobilization of pre-stored carbon in the stems during grain filling and its physiological mechanism were investigated in dry-cultivated (plastic film mulching cultivation) rice. The results showed that the re-allocation of pre-fixed <sup>14</sup>C from stems to grains, the transfer ratio of nonstructural carbohydrate (NSC) pre-stored in the stems and its contribution to grains from heading to maturity in dry-cultivated rice were very significantly greater than those in moist-cultivated (conventional cultivation) rice. The dry-cultivation enhanced the activities of sucrose synthase and acid invertase in grains and  $\alpha$ -、 $\beta$ -amylase in stems, with the activities of sucrose synthase and  $\alpha$ -amylase enhanced more. Activities of  $\beta$ -glucosidase and starch phosphorylase were no significant differences between the dry-cultivation and moist-cultivation. The remobilization of starch and <sup>14</sup>C transferred from stems to grains were very significantly and positively correlated with the activities of sucrose synthase in grains and  $\alpha$ -、 $\beta$ -amylase in stems, but not significantly correlated with  $\beta$ -glucosidase and acid invertase activities, and negatively correlated with the activity of starch phosphorylase. The results indicate that the dry-cultivation in rice promotes carbon remobilization from stems to grains during grain filling and enhanced activities of sucrose synthase in grains and  $\alpha$ -、 $\beta$ -amylase in stems play an important role.

**Key words** Rice; Dry-cultivation; Carbon remobilization; Starch hydrolytic enzymes; Sucrose synthase

稻麦等谷类作物籽粒的灌浆物质来源于抽穗前储存在茎(含鞘)中的非结构性碳水化合物(NSC)和抽穗后的光合产物<sup>[1,2]</sup>。在水稻上,抽穗前储存在茎中NSC对籽粒产量的贡献为0~40%,取决于品种

的特性和环境条件<sup>[3]</sup>。抽穗后遭受土壤干旱,稻茎中储存的NSC向籽粒的运转大量增加,对籽粒产量的贡献率可达30%以上<sup>[4,5]</sup>。

水稻旱种是利用地膜(或秸秆)覆盖,进行旱种

\*基金项目:江苏省自然科学基金(BK99091)和国家重点基础研究发展规划项目(G1999011704)。

作者简介:杨建昌(1956-),男,江苏无锡人,博士,教授,博士生导师,主要从事作物栽培生理的研究。Tel: 0514-7979087, Fax: 0514-7349817; E-mail: yz.zp@public.yz.js.cn

Received(收稿日期):2002-08-22, Accepted(接受日期):2003-01-11.

旱管,以雨浇灌为主,辅以必要人工灌溉的一种节水栽培技术。这一技术在缺水稻区、温热资源不足地区或灌溉条件较差的旱地、丘陵山区及高砂土区具有广泛的应用前景<sup>[6]</sup>。我们曾报告了旱种水稻生长发育特性和产量形成特点<sup>[7]</sup>。但有关旱种水稻的物质运转特性及其机理则缺乏系统深入的研究,也未见有关的报道。本文对上述问题进行了探讨,以期进一步揭示旱种水稻产量形成规律,并深入理解稻茎 NSC 运转的生理过程和机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与试验地点

试验于 2000 年和 2001 年在扬州大学农学院实验农场进行。供试材料为籼型三系杂交稻组合汕优 63 和中熟籼稻扬稻 6 号(下文统称品种)。试验地前茬为小麦,土壤质地为砂壤土,耕作层含有机质 2.01%,有效氮 105.8 mg/kg,速效磷 24.9 mg/kg,速效钾 85.8 mg/kg。2000 年和 2001 年水稻生长期(6 月~9 月)的降雨量分别为 557.6 mm 和 521.5 mm,主要集中在 6 月和 7 月。

### 1.2 试验设计

试验按种植方式×品种 2 因素设计。种植方式设水种和旱种。水种(对照):按常规的水稻高产灌溉方式,即移栽至返青期田间保持水层,以后间隙湿润灌溉,收获前 1 周断水,总灌水量为 5150 m<sup>3</sup>/hm<sup>2</sup>。旱种:移栽前干耕炒耙作畦(畦宽 1.5 m),浇透底墒,地膜覆盖后移栽,移栽后的 5~7 d 内浇水至活棵,分别在分蘖盛期、孕穗期、开花期和灌浆盛期各浇水 1 次,每次浇水 380~440 m<sup>3</sup>/hm<sup>2</sup>;其他全生育期不浇水,总浇水量为 954 m<sup>3</sup>/hm<sup>2</sup>。裂区设计,种植方式为主区,品种为小区。小区面积为 1.5 m×8 m,重复 4 次。各小区的一半(6 m<sup>2</sup>)用于取样测定,另一半用于计产。主区间作埂(宽 1 m)并包塑料薄膜将两区隔开。5 月 12 日~15 日播种,旱育秧,育秧方式见前报道<sup>[8]</sup>。6 月 12 日~15 日移栽,株、行距 17 cm×20 cm,汕优 63 单本栽,扬稻 6 号双本栽。尿素、磷酸二胺和氯化钾的施用量分别为 450 kg/hm<sup>2</sup>、375 kg/hm<sup>2</sup> 和 300 kg/hm<sup>2</sup>,在移栽前以基肥一次施用。

### 1.3 <sup>14</sup>C 同位素标记

于孕穗期的晴天,各处理选取主茎穗 64 个,用光合作用引入法将 <sup>14</sup>C 标记剑叶。自抽穗至抽穗后 40 d 每隔 4 d 各处理取标记单茎 6 个,分穗、茎(含

鞘)和叶测定地上部分 <sup>14</sup>C 在植株体内的分配。标记与测定方法参见文献[9]。

### 1.4 取样与测定

自抽穗至抽穗后 36 d 每隔 4 d,各小区取 5 穴(42~56 个单茎),受精籽粒和一部分植株的茎与鞘立即在液氮中固定后冷冻保存,用以测定籽粒中蔗糖合成酶[EC 2.4.1.13]和酸性转化酶[EC 3.2.1.26]活性及茎中淀粉水解酶的活性。剩余植株的茎与鞘烘干,用以测定可溶性糖和淀粉。籽粒中蔗糖合成酶(分解方向)和酸性转化酶活性测定分别参照 Ranwala 和 Zinselmeier 等方法<sup>[10,11]</sup>,茎中-淀粉酶[EC 3.2.1.1]、-淀粉酶[EC 3.2.1.2]、-葡萄糖苷酶[EC 3.2.1.20]和淀粉磷酸化酶[EC 2.4.1.1]活性的测定分别按 Sirou、McClery、Callagher 和 Agarwala 等方法<sup>[12-15]</sup>。蛋白质含量用 Bradford 法<sup>[16]</sup>。NSC 和淀粉含量按 Yoshida 等方法<sup>[17]</sup>。淀粉酶和-葡萄糖苷酶活性测定的反应底物为可溶性淀粉。酶的活性表示为:-、-淀粉酶,μmol maltose/(mg protein·h);-葡萄糖苷酶,μmol glucose/(mg protein·h);淀粉磷酸化酶,μmol Pi/(mg protein·h);蔗糖合成酶和酸性转化酶,nmol sucrose/(grain·min)。

于抽穗期各处理取 12 穴测定叶面积。分别于抽穗后 5 d、12 d、21 d 和 33 d,用 CID 光合测定仪(美国 CID 公司制造)测定主茎剑叶的光合速率,各处理重复测定 6 叶。成熟期各处理取两个 5 穴用于考种,各小区(6 m<sup>2</sup>)实收计产。

两年结果趋势基本一致,下文主要报告 2001 年的实验结果。

## 2 结果与分析

### 2.1 产量及其构成

由表 1 可知,汕优 63 和扬稻 6 号旱种后的产量分别为 9.22 t/hm<sup>2</sup> 和 8.73 t/hm<sup>2</sup>,分别比对照(水种)减产 4.15% 和 4.79%,但未达到显著水平。旱种后,每穗粒数显著减少,但穗数增加,单位面积的总颖花数与水种间无显著差异。旱种水稻的结实率和千粒重均低于水种水稻,但差异不显著。两供试材料的表现趋势一致(表 1)。

### 2.2 叶片光合速率和茎中 NSC 的变化

抽穗期的叶面积指数,旱种与水种之间无明显差异(表 2)。结实期单叶的光合速率,旱种则低于水种,而且时间愈往后,两者的差异愈大。表明旱种水稻存在着早衰的现象。

抽穗期稻茎中储存的淀粉含量约为总糖(NSC)含量的80%(图1)。灌浆期茎中总糖含量的变化与淀粉含量的变化趋势一致,表明结实期稻茎中的NSC主要经淀粉水解后向籽粒运转。

影响。由图1可知,从开花后的4d至花后28d,茎中总糖和淀粉含量逐渐下降,旱种加速了其在茎中的减少。表明旱种促进了稻茎中淀粉的水解及NSC的向外运转。

水稻旱种后对结实期茎中NSC含量有明显的

表1 不同种植方式的产量及其构成

Table 1 Grain yield and its components under different cultivation methods

品种 Cultivar	种植方式 Cultivation methods	产量 Grain yield (t/hm <sup>2</sup> )	穗数 Panicles (×10 <sup>4</sup> /hm <sup>2</sup> )	每穗粒数 Spikelets per panicles	总颖花 Total spikelets (×10 <sup>6</sup> /hm <sup>2</sup> )	结实率 Ripened grains (%)	千粒重 1000-grain wt (g)
汕优63	水种 Moist-cultivated (CK)	9.62	246	164.2	403.9	87.6	27.2
Shanyou 63	旱种 Dry-cultivated	9.22	267 <sup>*1)</sup>	151.8 <sup>*</sup>	405.5	85.2	26.7
扬稻6号	水种 Moist-cultivated (CK)	9.17	266	142.5	378.5	90.4	26.8
Yangdao 6	旱种 Dry-cultivated	8.73	296 <sup>*</sup>	127.7 <sup>*</sup>	377.9	88.5	26.1

注:<sup>1)</sup> \*表示在0.05水平上与对照差异显著,同一品种内比较。

Note: <sup>1)</sup> \* represents significant difference with the control at 0.05 level, compared in the same cultivar.

表2 不同种植方式下抽穗期叶面积指数(LAI)和结实期剑叶光合速率(P<sub>r</sub>)

Table 2 Leaf area index (LAI) at heading and the photosynthetic rate (P<sub>r</sub>) of the flag leaves during grain filling period under different cultivation methods

品种 Cultivar	种植方式 Cultivation methods	抽穗期 LAI LAI at heading	P <sub>r</sub> [μmol CO <sub>2</sub> /(m <sup>2</sup> ·s)]			
			5 <sup>1)</sup>	12	21	33
汕优63	水种 Moist-cultivated (CK)	7.57	18.3	14.1	10.9	6.8
Shanyou 63	旱种 Dry-cultivated	7.61	16.2	10.7 <sup>*2)</sup>	7.2 <sup>*</sup>	3.7 <sup>**</sup>
扬稻6号	水种 Moist-cultivated (CK)	7.23	20.3	18.2	15.2	10.9
Yangdao 6	旱种 Dry-cultivated	7.14	17.1 <sup>*</sup>	15.3 <sup>**</sup>	11.4 <sup>**</sup>	5.6 <sup>**</sup>

注:<sup>1)</sup>开花后天数。<sup>2)</sup> \*, \*\* :分别表示在0.05和0.01水平上与对照差异显著,同一品种内比较。

Note: <sup>1)</sup> Days after anthesis. <sup>2)</sup> \* and \*\* represent significant difference with the control at 0.05 and 0.01 levels, respectively, compared in the same cultivar.

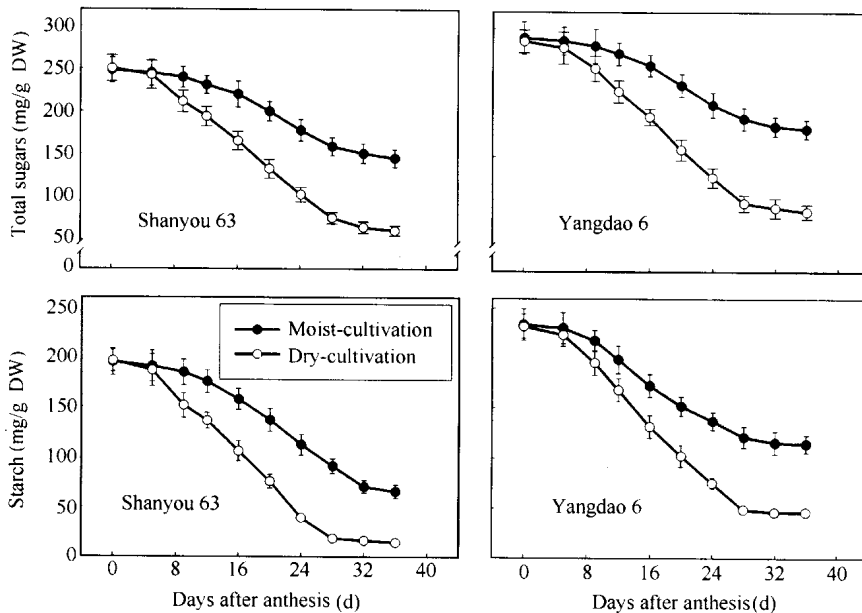


图1 结实期稻茎中总糖和淀粉含量的变化

Fig. 1 Changes in contents of total sugars and starch in rice stems during grain filling [图中竖线表示标准误差 Vertical bars represent standard errors (n = 4)]

旱种促进了花前储存在茎鞘中的同化物( $^{14}\text{C}$ )向籽粒的再运转(图2)。在花后4 d,标记剑叶的 $^{14}\text{C}$ 约80%滞留在茎鞘中,1%~2%分配到籽粒中。在花后40 d,旱种水稻茎中的 $^{14}\text{C}$ 减少为7%~15%,籽粒中的 $^{14}\text{C}$ 增加为65%~75%。而水种稻茎中的 $^{14}\text{C}$ 为44%~56%,籽粒中的 $^{14}\text{C}$ 为26%~38%。

抽穗至成熟期稻茎中NSC的运转率及其对籽粒的贡献率,旱种极显著地高于水种,而成熟期NSC在茎中的残留率则旱种明显低于水种(表3)。旱种水稻高的物质运转率部分地补偿了旱种后因早衰造成的光合生产的不足,并提高了收获指数。

### 2.3 茎中淀粉水解酶活性和籽粒中蔗糖合成酶活性的变化

自花后4 d至28 d,稻茎中 $\alpha$ -淀粉酶和 $\beta$ -淀粉酶活性随灌浆进程而上升,旱种增加了这两种酶的活性,以 $\alpha$ -淀粉酶尤为明显(图3-a~d)。稻茎中 $\beta$ -葡萄糖苷酶的活性很小,变幅在0.36~0.52  $\mu\text{mol}/(\text{mg protein h})$ 。该酶的活性在旱种与水种间无明显差异(图3-e, f)。茎中淀粉磷酸化酶活性在灌浆期有逐渐下降的趋势,在旱种与水种间无显著差异(图3-g, h)。

表3 不同种植方式下茎与鞘中非结构性碳水化合物(NSC)的运转

Table 3 Remobilization of non-structural carbohydrate (NSC) in the culms and sheaths under different cultivation methods

品种 Cultivar	种植方式 Cultivation methods	储存C的运转 Remobilized C reserves (%) <sup>1)</sup>	对籽粒的贡献 Contribution to grains (%) <sup>2)</sup>	NSC残留 NSC residue (mg/g DW) <sup>3)</sup>	收获指数 Harvest index
汕优63	水种 Moist-cultivated (CK)	52.2	16.1	121.5	0.51
Shanyou 63	旱种 Dry-cultivated	82.5 <sup>**4)</sup>	27.5 <sup>**</sup>	44.2 <sup>**</sup>	0.53 <sup>*</sup>
扬稻6号	水种 Moist-cultivated (CK)	38.3	10.8	166.7	0.49
Yangdao 6	旱种 Dry-cultivated	72.4 <sup>**</sup>	19.6 <sup>**</sup>	74.3 <sup>**</sup>	0.52 <sup>*</sup>

注: <sup>1)</sup> (抽穗期茎鞘中NSC—成熟期茎鞘中NSC)/抽穗期茎鞘中NSC  $\times 100$ 。 <sup>2)</sup> (抽穗期茎鞘中NSC—成熟期茎鞘中NSC)/籽粒重  $\times 100$ 。 <sup>3)</sup> 成熟期NSC在茎鞘中的滞留量。 <sup>4)</sup> \*, \*\*, 分别表示在0.05和0.01水平上与对照差异显著,同一品种内比较。

Note: <sup>1)</sup> (NSC in stems and sheaths at heading - NSC at maturity) / NSC at heading  $\times 100$ 。 <sup>2)</sup> (NSC in the stems and sheaths at heading - NSC at maturity) / grain weight  $\times 100$ 。 <sup>3)</sup> The amount of NSC remained in culms and sheaths at maturity. <sup>4)</sup> \* and \*\* represent significant difference with the control at 0.05 and 0.01 level, respectively, compared in the same cultivar.

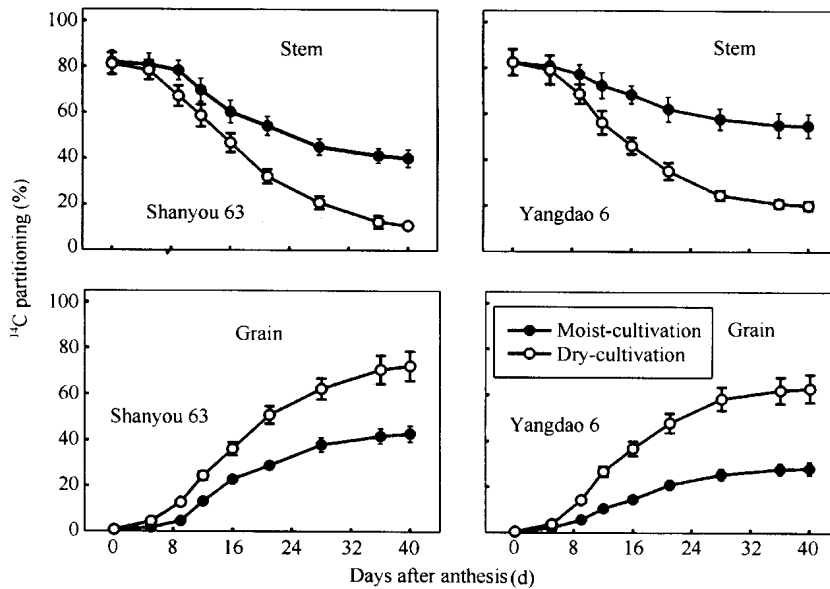


图2 结实期稻茎和籽粒中 $^{14}\text{C}$ 分配的变化

Fig. 2 Changes in  $^{14}\text{C}$  partitioning in rice stems and grains during grain filling

[图中竖线表示标准误 Vertical bars represent standard errors ( $n = 6$ )]

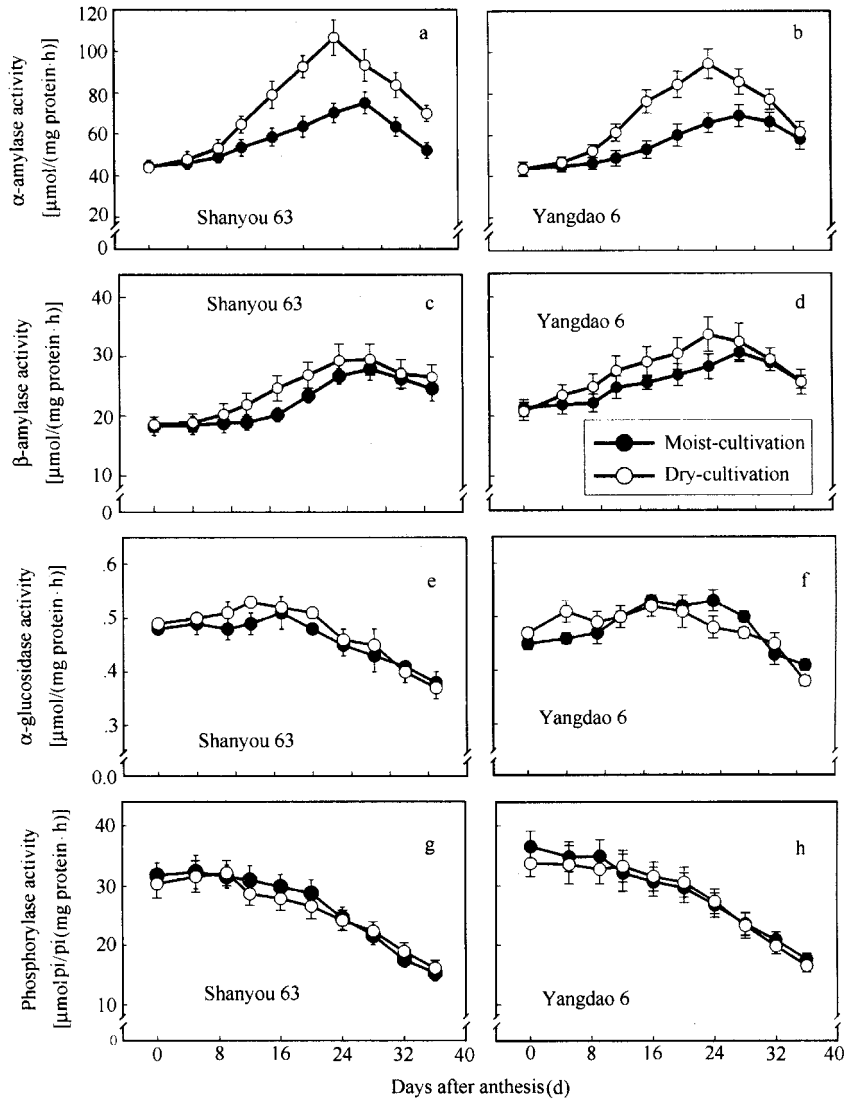


图3 稻茎中淀粉水解酶活性的变化

Fig. 3 Changes in activities of starch hydrolytic enzymes in rice stems

[图中竖线表示标准误 Vertical bars represent standard errors (n = 4)]

表4 茎中淀粉水解酶活性和籽粒中蔗糖合成酶/酸性转化酶活性与物质运转的相关分析

Table 4 Correlations of activities of starch hydrolytic enzymes in the stems and sucrose synthase/ acid invertase with the remobilization of carbon

相关 Correlation with	汕优 63 Shanyou 63		扬稻 4 号 Yangdao 4	
	淀粉运转 Starch remobilization	籽粒中 <sup>14</sup> C <sup>14</sup> C in grains	淀粉运转 Starch remobilization	籽粒中 <sup>14</sup> C <sup>14</sup> C in grains
-淀粉酶 -amylase	0.92 **	0.95 **	0.94 **	0.98 **
-淀粉酶 -amylase	0.79 **	0.81 **	0.78 **	0.80 **
-葡萄糖苷酶 -glucosidase	-0.18	0.16	-0.04	0.06
淀粉磷酸化酶 Starch phosp.	-0.77 **	-0.65 *	-0.83 **	-0.72 **
蔗糖合成酶 Sucrose synthase	0.94 **	0.96 **	0.92 **	0.94 **
酸性转化酶 Acid invertase	0.32	0.36	0.29	0.33

注: \* \*\* : 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著。

Note: \* and \*\* represent significance at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

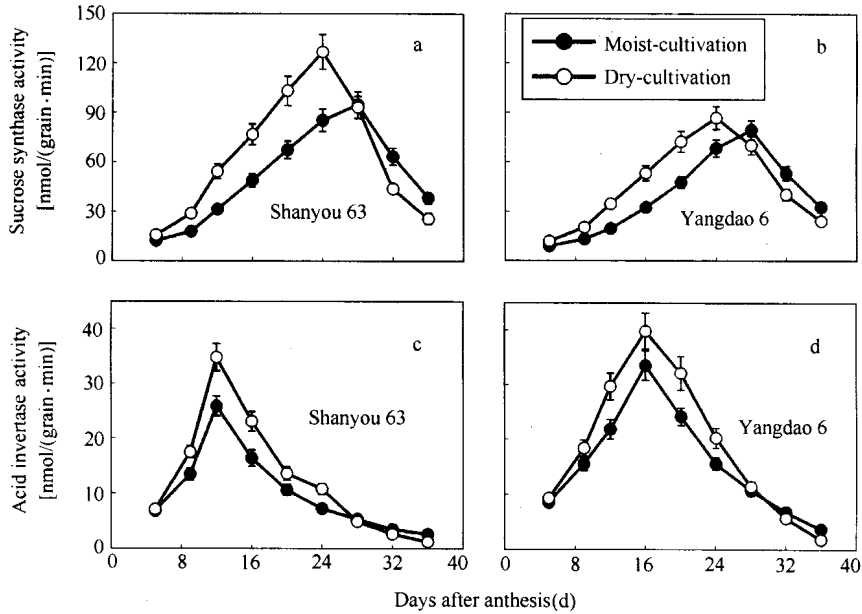


图4 籽粒中蔗糖合成酶和酸性转化酶活性的变化

Fig.4 Changes in activities of sucrose synthase and acid invertase in rice grains

[图中竖线表示标准误 Vertical bars represent standard errors ( $n = 4$ ) ]

与茎中 $\alpha$ -淀粉酶活性变化相类似,籽粒中蔗糖合成酶活性自花后4 d至28 d不断上升,旱种明显增强了该酶的活性(图4-a, b)。籽粒中的酸性转化酶活性自花后4 d迅速上升,至花后12 d(汕优63)和16 d(扬稻6号)达到峰值,以后迅速下降;该酶的活性旱种高于水种(图4-c, d)。

比较图1、2、3和图4可发现,自抽穗至花后28 d,茎中 $\alpha$ -淀粉酶活性和籽粒中蔗糖合成酶活性的变化与籽粒中 $^{14}\text{C}$ 的分配比率和与茎中淀粉的转运量(抽穗期茎中淀粉含量分别减去花后4 d、8 d、12 d、16 d、20 d、24 d和28 d的含量)的变化趋势一致。相关分析表明,籽粒中 $^{14}\text{C}$ 的分配比率和茎中淀粉的转运量与籽粒中蔗糖合成酶活性、茎中 $\alpha$ -淀粉酶活性和 $\beta$ -淀粉酶活性呈显著或极显著正相关,与 $\beta$ -葡萄糖苷酶和酸性转化酶活性相关不显著,与淀粉磷酸化酶活性呈显著负相关(表4)。表明在旱种条件下稻茎中淀粉的快速降解和向籽粒转运量的增加与籽粒中蔗糖合成酶活性及茎中 $\alpha$ -淀粉酶活性和 $\beta$ -淀粉酶活性增加有关。

### 3 讨论

我们曾观察到旱种水稻灌浆中、后期的根系活力和冠层叶片的叶绿素含量明显低于水种水稻<sup>[7]</sup>。本试验又观察到旱种水稻结实期叶片的光合速率下

降较快。说明旱种水稻存在着早衰现象。分析其原因,一是旱种水稻处于较干的土壤环境,特别是结实期雨量较少,造成了一定程度的土壤干旱胁迫;二是旱种水稻的肥料大多作为基肥施用,移栽后一般不追肥(覆膜后施肥困难),容易造成生长后期“脱力”。但我们连续5年的试验结果均表明,旱种水稻的结实率和粒重与水种稻并无显著的差异。为何旱种水稻在出现早衰的情况下仍然保持较高的结实率和粒重?本研究发现,旱种水稻结实期茎(含鞘)中碳同化物质(NSC)的运转率明显高于水种稻。旱种水稻高的物质运转率一方面部分地弥补了由于早衰而造成的光合生产的不足,另一方面提高了物质生产的转化效率,增加了收获指数。

水稻花前储存在茎中NSC的主要形式为淀粉<sup>[18]</sup>,淀粉必须首先降解为单糖,再合成蔗糖向籽粒转运<sup>[19]</sup>。淀粉的降解可在酶的作用下通过水解和磷酸化反应完成<sup>[19,20]</sup>。这些酶包括: $\alpha$ -淀粉酶、 $\beta$ -淀粉酶、 $\beta$ -葡萄糖苷酶和淀粉磷酸化酶<sup>[14,21]</sup>。本试验观察到,水稻旱种对 $\beta$ -葡萄糖苷酶的活性影响甚小,这可能由于该酶在稻茎中的活性太小,对淀粉的水解不起调节作用。淀粉磷酸化酶活性与淀粉的运转呈负相关,推测该酶在稻茎中对淀粉的合成作用可能大于对淀粉的降解作用。稻茎中碳同化物的运转与 $\alpha$ -淀粉酶和 $\beta$ -淀粉酶活性高度相关。表明水稻

旱种后增强了茎中 $\alpha$ -淀粉酶和 $\beta$ -淀粉酶活性,促进了稻茎中淀粉的水解,进而促进了同化物在源端(茎、鞘)的装载或向外输出。

水稻茎中的蔗糖转运到籽粒后,必需在蔗糖合成酶和转化酶等作用下降解为单糖,然后在一系列酶的催化下合成淀粉<sup>[22,23]</sup>。本研究发现,水稻旱种后籽粒中蔗糖合成酶活性明显增加,该酶的活性变化与茎中淀粉运转的变化趋势一致,两者呈极显著的正相关;旱种后籽粒中酸性转化酶的活性虽有不同程度的提高,但该酶活性变化与茎中淀粉含量变化趋势不尽一致,两者在统计上也无显著的相关关系。表明旱种水稻籽粒中主要是蔗糖合成酶活性的增强,加速了同化物(蔗糖)在库端(籽粒)的卸载,从而促进了同化物向籽粒的运转。

需要指出的是,在一些地区或一些年份水稻旱种后发生不同程度的倒伏,茎(鞘)物质过多的调运可能是一个原因。如何扬长避短,这是旱种水稻值得研究的问题。

## References

- [1] Yoshida S. Physiological aspects of grain yield. *Annual Review of Plant Physiol*, 1972, **23**: 437—464
- [2] Kobata T, Palta J A, Turner N C. Rate of development of postanthesis water deficits and grain filling of spring wheat. *Crop Science*, 1992, **32**: 1238—1242
- [3] Cock J H, Yoshida S. Accumulation of <sup>14</sup>C-labelled carbohydrate before flowering and the subsequent redistribution and respiration in rice plant. *Proceedings of Crop Science Society of Japan*, 1972, **41**: 226—234
- [4] Rahman M S, Yoshida S. Effect of water stress on grain filling in rice. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1985, **31**: 497—511
- [5] Kobata T, Takami S. Maintenance of the grain growth in rice subject to water stress during the early grain filling. *Japanese Journal of Crop Science*, 1981, **50**: 536—545
- [6] Wu B-S (巫伯舜). Dry-cultivated Techniques in Rice (水稻的旱种技术), Beijing: Agricultural Press, 1985. 12—17
- [7] Yang J-C (杨建昌), Wang Z-Q (王志琴), Liu L-J (刘立军), Lang Y-Z (郎有忠), Zhu Q-S (朱庆森). Growth and development characteristics and yield formation of dry-cultivated rice. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2002, **28**(1): 11—17
- [8] Yang J-C (杨建昌), Liu L-J (刘立军), Wang Z-Q (王志琴), Lang Y-Z (郎有忠), Zhu Q-S (朱庆森). Effects of soil moisture in paddy field on the yield formation of dry raised rice seedlings. *Journal of Jiangsu Agricultural College* (江苏农学院学报), 1998, **19**(1): 41—44
- [9] Yang J C, Zhang J H, Huang Z L, Zhu Q S, Wang L. Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil-drying during grain filling of wheat. *Crop Science*, 2000, **40**(6): 1645—1655
- [10] Ranwala A P, Miller W B. Sucrose-cleaving enzymes and carbohydrate pools in *Lilium longiflorum* floral organs. *Physiologia Plantarum*, 1998, **103**: 541—550
- [11] Zinselmeier C, Westgate M E, Schussler J R, Jones R J. Low water potential disrupts carbohydrate metabolism in maize (*Zea mays* L.) ovaries. *Plant Physiology*, 1995, **107**: 385—391
- [12] Sirou Y, Lecommandeur D, Lauriere C. Specific enzymic microassays for  $\alpha$ -amylase and  $\beta$ -amylase in cereals. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, 1990, **38**: 171—174
- [13] McCleary BV, Sheehan H. Measurement of cereal  $\alpha$ -amylase: A new assay procedure. *Journal of Cereal Science*, 1987, **6**: 237—251
- [14] Gallagher J A, Volence J J, Turner L B, Bollock C J. Starch hydrolytic enzyme activities following defoliation of white clover. *Crop Science*, 1997, **37**: 1812—1818
- [15] Agarwala S C, Sharma C P, Farooq S. Effect of iron supply on growth, chlorophyll, tissue iron and activity of certain enzymes in maize and radish. *Plant Physiology*, 1965, **40**: 493—499
- [16] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 1976, **72**: 248—254
- [17] Yoshida S, Forno D, Cock J, Gomez K. Determination of sugar and starch in plant tissue. In: Yoshida S. Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice. Philippines: The International Rice Research Institute, 1976. 46—49
- [18] Murayama N, Oshima M, Tsukahara S. Studies on the dynamic status of substances during ripening processes in rice plant. *Science of Soil Manure* (Japan), 1961, **32**: 261—265
- [19] Beck E, Ziegler P. Biosynthesis and degradation of starch in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1989, **40**: 95—117
- [20] Nielsen T H, Deiting U, Stitt M. A  $\beta$ -amylase in potato tubers is induced by storage at low temperature. *Plant Physiology*, 1997, **113**: 503—510
- [21] Preiss J. Regulation of the biosynthesis and degradation of starch. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, **33**: 431—454
- [22] Kato T. Change of sucrose synthase activity in developing endosperm of rice cultivars. *Crop Science*, 1995, **35**: 827—831
- [23] Wang F, Sanz A, Brenner M L, Smith A. Sucrose synthase, starch accumulation, and tomato fruit sink strength. *Plant Physiology*, 1993, **101**: 321—327