

播期对亚种间杂交稻根系形态发育和生理活性的影响*

吴岳轩

(湘潭师范学院生物系, 湖南湘潭, 411201)

吴振球

(湖南农业大学基础科学部, 湖南长沙, 410128)

提 要 利用“网袋法”(the mesh beg method)研究亚种间杂交稻 PE037×02428(PE)和品种间杂交稻汕优 63(S63)在不同播期下的根系形态发育和生理活性。结果表明:在根系干物质累积、根系生理活性和穗粒性状上 PE 较 S63 具有杂种优势,但这些优势最终未能转化成产量优势,主要是因为 PE 籽粒充实度不高所致。播期对根系形态发育和生理活性的影响不同:5/10 和 5/4(月/日)播期有利于根系形态发育但根系生理活性较低,且后期衰退严重,其结实率和产量最低;而 6/10 和 6/11 播期有利于根系生理活性的提高,结实率和产量最高。相关分析表明,生育后期 PE 根系氧化力和 SOD 活性下降百分率与 20 cm 土层内的平均温度存在显著正相关($r=0.933^* \sim 0.972^*$),而与产量成显著或极显著负相关($r=-0.955^* \sim -0.999^{**}$)。PE 根系干物质累积优势对产量是一个负向优势。

关键词 播期;亚种间杂交稻;根系;形态发育;生理活性;衰老

近年来,亚种间杂交稻由于光(温)敏核不育水稻及广亲和基因的发现与利用而取得了长足进展。但由于亚种间杂交稻存在结实率偏低,籽粒充实度不高以及生态适应性窄等问题^[1, 2, 3],而影响了亚种间杂交稻的推广和应用。目前,有关亚种间杂交稻的选育及利用工作主要集中在广亲和基因材料的筛选、育性转换的温(光)条件以及结实性状等方面的研究^[4, 5, 6];而对亚种间杂交稻根系形态发育和生理活性的特点及其与物质生产的关系的研究尚不多见。本文报道了不同播种季节对亚种间杂交稻根系形态发育和生理活性的影响及其与产量性状的关系,旨在为亚种间杂交稻的合理利用提供参考。

1 材料与方 法

1.1 供试材料与试验设计

亚种间杂交稻为大穗型组合 PE037×02428(简称 PE,由湖南农业大学育种室提供);对照为大穗型品种间“三系”杂交组合汕优 63(简称 S63,由湖南省种子公司提供),试验于 1991~1992 年在湖南农业大学水稻生态生理研究室网室进行。1991 年分 4/1, 5/10 和 6/11(月/日)三期播种,1992 年于 4/1, 5/4 和 6/10 分三期播种。移栽密度为 16.5×19.8 cm,两本移栽。田间栽培管理措施与一般高产栽培相同。3 次重复,随机区组设计,小区面积为 5.0×3.3 m²。

1.2 根系样本设置

参照 Steen, E(1991)的“网袋法”^[10]加以改进:每小区依对角线设 12 个样点,在点上先

* 国家自然科学基金资助项目

收稿日期:1994-06-23,终审完毕日期:1995-02-10

插入外筒(直径×高=17×30 cm), 挖去筒内泥土, 然后将套有尼龙布(<0.1 mm)的内筒(直径×高=16.0×32.5 cm)插入外筒中, 将内筒填满泥土, 最后依次抽出内筒和外筒。这样相当于在每个样点安置了一个直径为 16 cm, 高为 30 cm 的尼龙袋。每点按规格插植稻苗二本, 并竖杆标记。取样时每小区从设置的样点上相间取三苑共六株, 将尼龙袋连同稻株带土取出, 冲净泥土, 获得较完整的根系, 用于形态和生理指标的测定。

1.3 根系形态指标测定

测定单株最长根长和单株根数, 并将根系在 80℃ 下烘干至恒重, 测定单株根干重。

1.4 根系生理活性的测定

根系氧化力用 α -萘胺氧化法; 根系超氧化物歧化酶(SOD)活性和可溶性蛋白质含量测定同前文^[8, 9]。

1.5 土壤温度测定

在离稻株 10 cm 的行间分别在离土表 5 cm、10 cm、15 cm 和 20 cm 埋入土壤温度计。每天上午 8:00, 下午 2:00 和 8:00 分别记录各土层温度。以 3 次测定的平均值作为各土层日平均温度, 4 个土层温度的平均值作为 20 cm 土层内的平均温度, 各生育期实际天数日均温度的平均值为各生育期的日平均温度。

1.6 考种

每小区取灌浆正常、无病虫害的主穗 40 穗, 脱粒干燥, 用清水精选, 凡下沉谷粒为实粒, 上浮者为空秕粒。空秕粒中, 凡谷粒充实程度不及正常粒三分之二的为秕粒, 未受精或完全不灌浆的为空粒。小区产量为实际收获产量。

2 结果与分析

2.1 播期对亚种间杂交稻根系形态发育的影响

2.1.1 播期对单株根长和根数的影响 由于根系在生长发育过程中不断地老化脱落, 所

表 1 播期对根系形态发育的影响
Table 1 Effect of sowing date on the morphological development of roots

年 份 Year	组 合 Combination	播 期 Sowing date (month/day)	单株最长根长 Max. root length. plant ⁻¹ (cm)				单株根数 Root no. plant ⁻¹			
			TS	BS	HS	MS	TS	BS	HS	MS
1991	PE	4/1	16.4	20.6	20.6	21.8	61	164	170	194
		5/10	20.7	22.1	23.1	19.0	124	168	174	190
		6/11	17.1	20.5	18.3	17.8	128	156	170	184
	S63	4/1	15.8	24.3	21.0	18.5	66	149	138	125
		5/10	16.9	21.0	24.8	18.0	123	203	166	146
		6/11	20.2	21.8	22.2	15.5	136	185	163	150
1992	PE	4/1	21.7	19.0	—	20.8	92	126	—	150
		5/4	19.2	22.5	—	18.5	140	147	—	190
		6/10	20.3	21.5	—	17.3	148	150	—	161
	S63	4/1	19.9	20.0	—	19.5	106	131	—	118
		5/4	20.1	21.8	—	18.0	143	175	—	135
		6/10	17.0	21.0	—	17.0	150	156	—	140

TS: 分蘖期

BS: 孕穗期

HS: 抽穗期

MS: 乳熟期

TS: Tillering Stage

BS: Booting stage

HS: Heading stage

MS: Milky stage

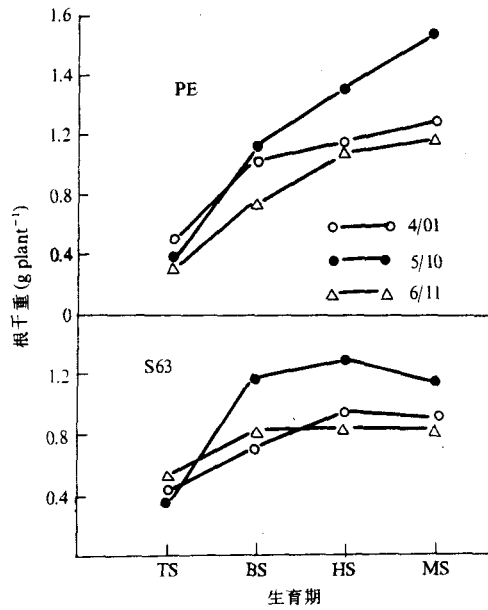


图1 播期对PE和S63根系干物质累积的影响(1991)
Fig. 1 Effect of sowing date on root dry matter accumulation of PE and S63. (1991)

以单株最长根长和根数随生育进程而变化(表1), 除个别情况外, 单株最长根长在乳熟期都有所下降。S63单株根数最大值出现在孕穗期, 随后则下降; 而PE单株根数随生育进程而增加, 至乳熟期单株最长根长和单株根数PE均大于S63, 表明PE根系较S63具有更强的生长势。各生育期平均单株最长根长和根数均以5月上旬播期最大。

2.1.2 播期对根系干物质累积的影响

如图1所示, 根系干物质累积PE随生育进程而增加, 尤其是5/10播期根系干物质在生育后期仍有较高的累积速率; 而S63在生育后期根系干物质累积速率下降, 至乳熟期单株根干重反而略有降低。根系干物质累积两组合都以5/10播期最大, 这与播期对根长及根数的影响是一致的, 说明5/10播期有利于PE和S63根系的形态发育。1991年3个播期PE平均单株根干重比S63依次增加5.3%, 15.8%和13.8%, 因此, 在根系干物质累积上PE较S63具有优势。

2.2 播期对亚种间杂交稻根系生理活性的影响

2.2.1 播期对根系氧化力的影响 不同播期根系氧化力两组合均以分蘖期最高, 至乳熟

表2 播期对根系生理活性的影响
Table 2 Effect of sowing date on the physiological activities of roots

年份 Year	组合 Combination	播期 Sowing date (month/day)	根系氧化力 Root oxidizing activity ($\mu\text{g-naphthylamine g}^{-1} \text{fw hr}^{-1}$)				SOD活性 SOD activity ($\text{units mg}^{-1} \text{protein}$)			
			TS	BS	HS	MS	TS	BS	HS	MS
			1991	PE	4/1	31.4	16.1	18.2	9.8	127.0
		5/10	27.0	23.9	26.5	9.0	104.4	77.0	69.2	33.9
		6/11	39.8	25.8	28.4	17.6	133.0	114.0	110.2	85.6
	S63	4/1	29.0	15.3	16.6	9.3	119.6	105.2	89.7	68.4
		5/10	23.4	15.7	19.3	7.1	100.7	72.8	63.9	30.0
		6/11	39.3	23.8	27.0	17.0	117.5	109.8	101.1	30.8
1992	PE	4/1	24.0	19.9	—	9.5	128.1	120.5	—	83.6
		5/4	25.4	21.5	—	8.4	127.3	111.0	—	45.2
		6/10	28.1	26.0	—	16.8	158.9	134.2	—	97.5
	S63	4/1	21.6	17.0	—	8.8	123.4	112.1	—	80.3
		5/4	22.9	18.5	—	7.5	120.8	102.2	—	44.3
		6/10	22.9	19.4	—	14.3	145.8	128.5	—	95.7

期则大幅度下降(表 2), 两组合根系氧化力均以 6/10 和 6/11 播期最大, 5/4 和 5/10 两播期最小。且各播期根系氧化力平均值 PE 均大于 S63, 但从抽穗期至乳熟期(1991)根系氧化力 3 个播期 PE 依次下降了 47.0%、66.0%和 38.0%, S63 则依次下降了 44.0%、63.0%和 33.7%; 从孕穗期至乳熟期(1992)根系氧化力 PE 依次下降了 52.3%、60.9%和 35.4%, S63 则依次下降了 48.2%、59.5%和 26.3%, 两组合均以 5/4 和 5/10 播期下降幅度最大, 6/10 和 6/11 播期下降幅度最小, 且各播期根系氧化力下降幅度 PE 均大于 S63, 说明 PE 较 S63 具有更强的根系氧化活性, 但后期衰退较 S63 明显。

2.2.2 播期对根系 SOD 活性的影响

SOD 是细胞内活性氧清除系统中的一个关键酶, 它与细胞生理活性的衰退密切相关。表 2 说明, PE 和 S63 根系 SOD 活性随生育进程而下降, 尤其是乳熟期大幅度下降,

SOD 活性两组合均以 6/10 和 6/11 播期最大, 5/4 和 5/10 播期最小, 且各播期 SOD 活性 PE 均大于 S63, 如 1991 年 SOD 活性平均值 3 个播期 PE 依次比 S63 高 8.1%、5.8%和 7.7%; 但从抽穗期至乳熟期(1991)SOD 活性 PE 依次下降了 26.2%、53.1%和 22.1%, S63 则依次

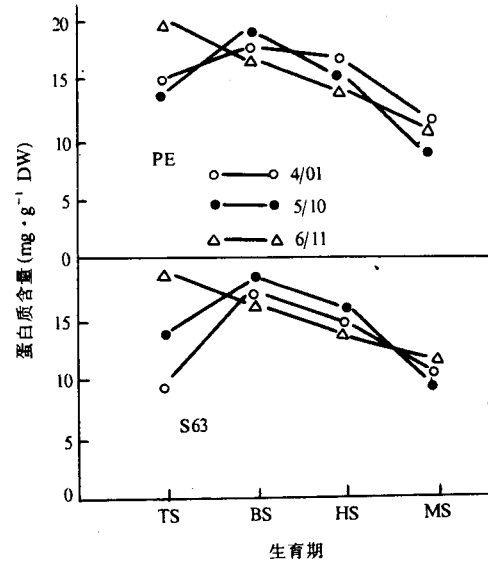


图 2 播期对根系可溶性蛋白质含量的影响(1991)

Fig. 2 Effect of sowing date on water soluble protein content of roots. (1991)

表 3 播期对 PE 和 S63 经济性状的影响

Table 3 Effect of sowing date on the economic traits of PE and S63

年份 Year	组 合 Combination	播 期 Sowing date (month/day)	总粒数/穗 Total Spikelets per panicle	实粒数穗 Filled grain per panicle	结实率 Seed set rate(%)	空粒率 Empty grain rate(%)	秕粒率 Unfilled grain rate(%)	千粒重 1000-grain weight(g)	产 量 Grain yield (kg/plot)
1991	PE	4/1	244.7	106.2	43.4	11.66	44.94	24.5	9.57
		5/10	241.5	81.9	33.9	12.10	54.00	23.2	8.08
		6/11	263.9	116.1	44.4	11.78	43.91	23.5	9.80
	S63	4/1	163.1	112.1	69.0	6.16	24.64	27.4	12.61
		5/10	127.9	82.8	64.7	6.79	28.51	27.4	12.00
		6/11	160.8	122.2	76.0	6.33	17.67	27.9	12.72
1992	PE	4/1	261.8	107.9	41.3	12.20	46.60	23.5	8.86
		5/4	273.4	95.8	35.0	12.20	52.80	23.1	7.78
		6/10	260.1	114.0	43.4	11.50	45.10	23.3	8.96
	S63	4/1	142.4	97.7	68.2	7.00	24.8	27.7	12.82
		5/4	142.1	83.4	58.4	7.00	34.6	27.5	11.52
		6/10	143.6	100.3	89.9	6.30	24.8	27.3	12.92

下降了23.7%, 51.0%和20.0%, 从孕穗期至乳熟期(1992)SOD活性PE依次下降了30.6%、59.3%和27.3%, S63依次下降了28.4%、56.7%和25.5%。两组合均以5/4和5/10播期下降幅度最大, 6/10和6/11播期下降幅度最小, 且下降幅度PE大于S63, 这与根系氧化力在生育后期的变化是一致的。

2.2.3 播期对根系可溶性蛋白质含量的影响

如图2所示, PE和S63在4/1和5/10两播期根系可溶性蛋白质含量都在孕穗期出现峰值, 而后下降, 而6/11播期根系可溶性蛋白质含量以分蘖期最高, 随生育进程而下降。根系可溶性蛋白质含量从抽穗期至乳熟期3个播期PE依次下降了34.4%、43.8%和27.4%; S63则依次下降了30.4%、41.2%和25.6%, 其变化趋势与根系氧化力和SOD活性是一致的。

上述结果表明, PE在根系生理活性上较S63具有一定的优势, 但后期衰退较S63明显, 且播期对根系生理活性及其衰退有重要影响。

2.3 播期对亚种间杂交稻经济性状的影响

2.3.1 播期对结实性状的影响 从表3可知, PE平均穗粒数比S63多100粒左右, 表现出强大的穗粒优势。但结实率仅为33%~44%, 比S63低20%~30%, 千粒重比S63低4克左右。空秕率播期间的变化, PE和S63都是空粒率变化小, 而秕粒率变化大, 说明播期主要影响籽粒充实程度, 进一步用不同比重的液体考种表明(表4), 在酒精溶液中, PE和S63结实率均有所提高, 但PE结实率平均提高了30.5%, 而S63只提高10.0%, 即PE主要是粒籽充实度不高而影响了结实率。表3的结果还表明: 4/1, 6/10, 6/11播种有利于PE结实率和产量的提高, 而5/4, 5/10播种则不利于PE灌浆结实, 产量亦较低。

表5 单株根干重、抽穗至乳熟期根系SOD活性、根系氧化力、根系可溶性蛋白质含量下降百分率与秕粒率及产量间的相关性(1991)

Table 5 Correlation between root dry weight per plant, the decreasing percentage of SOD activity, root oxidizing activity (ROA), soluble protein content (SPC) from HS to MS and the unfilled grain rate and yield per plot. (1991)

	根干重 Root dry weight	从抽穗至乳熟期根系SOD活性, 根系氧化力, 根系可溶性蛋白质含量下降百分率 Decreasing Percentage of (from HS to MS)		
		SOD	ROA	SPC
秕粒率 PE	0.986*	0.999*	0.974*	0.941
Unfilled-grain rate S63	0.451	0.839	0.763	0.928
小区产量 PE	-0.994**	-0.999**	-0.981*	-0.952*
Yield/plot S63	-0.877	-0.999**	-0.994**	-0.864

* 显著 $P < 0.05$; ** 极显著 $P < 0.01$

* Significant $P < 0.05$; ** Extremely significant. $P < 0.01$.

表4 不同比重溶液下PE和S63的结实率(1991)
Table 4 The seed set rate of PE and S63 in water and alcohol solution (1991)

Sowing date (month/day)	结实率(%) Seed set rate(%)			
	PE		S63	
	水 Water	酒精 Alcohol	水 Water	酒精 Alcohol
4/1	43.40	56.02	69.00	74.41
5/10	38.30	45.68	64.70	71.72
6/11	44.40	57.12	76.00	84.50

2.3.2 根系干物质累积和生理活性与经济性状的关系

从表5可知, PE单株根干重、生育后期根系SOD活性、根系氧化力下降百分率与秕粒率成显著或极显著正相关, 而与产量则成显著或极显著负相关, 根系可溶性蛋白质含量下降百分率亦与产量成显著负相关, 因此PE根系在干物质累积上的优势对产量是一种负向优势, 而生育后期根系生理活性的衰退对产量性状有着直接的影响。

3 讨论

3.1 根系形态发育和生理活性对播期反应的差异

不同播种季节杂交稻生育期间所处的温、光等生态条件是不同的, 因此, 同一组合在不同播期下其生长发育是存在差异的。而根系的生长发育除受地上部生长状况(如同化物的分配状况)制约外, 还直接受到根系生长环境中土壤温度的影响。土壤温度的变化以离土表 20 cm 土层内最明显^[11, 12]。从表 1 可知, PE 和 S63 单株最长根长均在 20 cm 左右, 表明其根系大部分分布在离土表 20 cm 这个土壤层次内, 因此, 这个土壤层次的温度变化对根系形态发育和生理活性有着重要影响。水稻根系生长的最适温度一般为 25~30℃, 但随生育期而变化, 一般是前期较高, 而生育后期则较低^[11, 13]。Neilsen^[11]认为, 在根系生长的最适温度或较高温度下, 有利于根系的发生、分枝和伸长, 使根数和根长增加; 相反, 较低的土壤温度则可以延缓根细胞的老化, 延长根系生理活性。说明根系形态发育和生理活性对土壤温度的反应存在差异。从表 6 可知, 5/4 播期孕穗期和乳熟期 20 cm 土层内的温度都较高, 从而有利于根系形态发育但却加速根系生理活性在后期的衰退; 相反, 6/10 播期后期土壤温度较低, 不利于根系形态发育但根系生理活性较高且后期衰退缓慢。而 4/1 播期孕穗期温度较低而乳熟期温度较高, 因此, 根系形态发育和生理活性介于 5/4 和

6/10 播期之间。相关分析表明: 孕穗期至乳熟期根系 SOD 活性下降百分率与乳熟期 20 cm 土层内的平均温度存在显著正相关($r_{PE}=0.933 *$ 、 $r_{S63}=0.968 *$), 根系氧化力下降百分率也与 20 cm 土层内的平均温度存在显著正相关($r_{PE}=0.972 *$ 、 $r_{S63}=0.987 *$), 因此, 生育后期根系分布区域的土壤温度过高, 会加速根系生理活性的衰退, 并进而加速地上部的衰老进程, 从而对灌浆结实产生直接影响。我们的结果表明, 亚种间杂交稻 PE 根系生理活性在后期的衰退幅度与产量存在显著负相关(表 5), 因此, 对亚种间杂交稻来说, 在栽培上选择适当的播期或注重改善后期根系环境, 减缓早衰, 对发挥其产量优势具有重要作用。

3.2 PE 根系干物质累积优势对产量是负向优势

亚种间杂交稻的高空秕率与其库大源不足有着密切关系^[6, 9]。PE 根系干物质累积上的优势对产量性状是一种负向优势。PE 与 S63 根系干物质累积在生育后期表现出不同的模式, 在籽粒充实阶段(抽穗期至乳熟期), S63 根系干物质停止累积甚至略有下降, 而 PE 根系仍以较高的速率进行干物质的累积(图 1), 从而形成强大的“次库”, 与籽粒争夺光合产物, 这也势必影响 PE 籽粒的充实程度。因此, 在栽培上设法降低亚种间杂交稻根系在生育后期的干物质累积速率, 使同化物更多地流向籽粒, 从而缓解亚种间杂交稻库大源小的矛盾, 对提高结实率也将有一定意义。

表 6 播期对 20 cm 土层平均温度(℃)的影响(1992, 长沙)

Table 6 Effect of sowing date on the mean soil temperature (deg. C) to the depth of 20 cm [1992. Changsha]

播 期 Sowing Date (month/day)	生育期 Growth stages		
	TS	BS	MS
4/1	23.4	24.4	27.1
5/4	24.9	27.7	27.5
6/10	27.4	25.7	23.7

参 考 文 献

- 1 袁隆平, 1990, 中国农业科学, 23(3), 1~6。
- 2 朱运昌, 廖伏明, 1990, 杂交水稻, (3), 24~32。
- 3 吕川根, 1991, 江苏农学院学报, 17(1), 15~19。

- 4 杨振玉, 1990, 中国水稻科学, 4(2), 49~55。
- 5 曾世雄, 1990, 作物学报, 16(4), 193~202。
- 6 卢向阳、匡逢春、李献坤等, 1992, 湖南农学院学报, 18(3), 509~515。
- 7 盛孝邦、丁盛等, 1993, 杂交水稻, (3), 1~3。
- 8 吴岳轩、吴振球, 1992, 杂交水稻, (5), 36~39。
- 9 吴岳轩、吴振球, 1993, 杂交水稻, (3), 30~33。
- 10 Steen, E., 1991, Usefulness of the mesh bag method in quantitative root studies. In Atkinson, D, (ed), Plant Root Growth, An Ecological Perspective. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 75~86.
- 11 Neilsen K. F., 1974, Roots and root temperatures. In Carson, E. N (ed), The plant root and its enviroment. The University Press of Virginia Charlottesville pp. 293~334.
- 12 Barber S. A., A. D. Mackey and R. O. Kuchenbach, 1988, Plant and Soil, 111, 267~269.
- 13 Owen P. C., 1971, Field Crop Abstr., 24, 1~8.
- 14 Engels C. H. H, Marschner 1990, Plant and soil, 126, 215~225.
- 15 Harper J. L., M. Junes, N. R. Sackville Hamiton., 1991, The evolution of roots and the problems of analysing their behaviour. in Atkinson, D, (ed), Plant Root Growth, An Ecological Perspective, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 3~24.

Effect of Sowing Date on the Morphological Development and Physiological Activities of the Root System of Intersubspecific Hybrid Rice

Wu Yuexuan¹

Wu Zhenqiu²

⁽¹⁾ Department of Biology, Xiangtan Normal College, Xiangtan, 411201)

⁽²⁾ Department of Basic Sciences, Hunan Agricultural University, Changsha 410128)

Abstract The effect of sowing date on the morphological development and physiological activities of the root system of an intersubspecific hybrid rice PEO37×02428 (PE) and an inter-varietal hybrid rice Shangyou 63(S63) were studied comparatively. The roots of PE showed heterosis in dry matter accumulation, growth vigor, physiological activities and total spikelets per panicle, but not in grain yield mainly because of lower seed set rate. The effect of sowing date on the morphological development and physiological activities of the root system was different; Sowing at 5/10 (month/day) showed optimal morphological development of the root system, but lower physiological activities and a sharp decrease in the later growth stages, leading to the lowest seed set rate and grain yield. In contrast to this, sowing at 6/11 maintained high level of root physiological activities in the later growth stages, leading to the highest seed set rate and grain yield. It was also found that the root dry weight per plant, the decreasing percentage of root oxidizing activity and SOD activity of PE from the heading stage to the milky stage were significantly or highly significantly positively correlated with the unfilled grain rate ($r=0.974^* \sim 0.999^{**}$) and the mean soil temperature to the depth of 20 cm ($r=0.993^* - 0.972^*$) but significantly or highly significantly negatively correlated with grain yield ($r=-0.952^* \sim -0.999^{**}$).

Key words Sowing date; Intersubspecific hybrid rice; Root system; Morphological development; Physiological activity; Senescence