

亚种间杂交稻籽粒充实不良的原因探讨*

王志琴 杨建昌 朱庆森 张祖建 郎有忠 王学明

(扬州大学农学院, 江苏扬州, 225009)

提 要 以多个或具代表性的典型粳、籼亚种间杂交稻组合为材料, 分析了亚种间杂交稻籽粒充实特征及部分亚杂组合籽粒充实不良的成因。结果表明: 就总体平均而言, 亚种间杂交稻的籽粒充实度低于常规粳、籼稻品种, 且组合间的变异大; 亚种间杂交稻的产量源库特征为库容量大, 结实期的物质生产优势明显, 物质运转率低, 光合同化物向经济器官的运转率低是部分亚杂组合籽粒充实不良的一个重要原因; 灌浆初期籽粒的生理活性(IAA 和 ATP 含量、ATP 酶和淀粉合成酶活性), 亚杂组合低于汕优 63, 物质运转率低的组合(PC311/早献党 18)小于物质运转率高的组合(测 03/扬稻 4 号), 灌浆初期籽粒库的生理活性低是亚种间杂交稻物质运转率低和籽粒充实不良的重要因素; 在抽穗始期喷施低浓度 Spm 和 IAA, 可增加籽粒库的活性及其对同化物的调运能力, 提高籽粒的充实度。

关键词 亚种间杂交稻; 库活性; 物质运转率; 籽粒充实度

我国的一些稻作工作者和植物生理工作者对籽粒充实不良的成因作了探索, 但存在着不同的研究结果或结论: 一些研究者认为, 后期功能叶早衰, 表观光合量子下降快, 光合功能衰退得早, “源”(光合同化物)相对不足是亚种间杂交稻籽粒充实不良的主要原因^[1~6]; 另一些研究结果则表明, 亚种间杂交稻“光合单位”大(含色素分子多), 收集光的能力强, 单叶光合速率高, 抽穗期叶面积指数(LAI)大, 顶 3 叶的功能期长, 抽穗后的净同化率高, 部分亚杂组合的“源”有相对过剩^[7~9]。本实验以多个或具典型的亚种间杂交稻组合为材料, 从源库特征、物质运转和籽粒库生理活性等方面对亚种间杂交稻籽粒充实不良的原因进行了分析, 以期为解决亚种间杂交稻籽粒充实不良的问题提供参考。

1 材料与方 法

1.1 材料和田间设计 1991~1992 年, 测定了种植于江苏扬州、南京的 49 个中熟粳稻品种、43 个中熟籼稻品种和 60 个中熟亚种间杂交组合(下文简称亚杂组合)的籽粒充实度。

1993~1994 年, 以 PC311、轮回 422、JW-8、测 01、02428 和测 03 等 6 个粳型广亲和材料为母本, 以密阳 23、3037、早献党 18、IR36、明恢 63 和扬稻 4 号等 6 个籼稻品种为父本, 按 P×Q 模式配制 36 个亚种间杂种组合, 栽培于扬州大学农学院实验农场的麦茬稻田, 每小区 80 穴, 每穴 1 苗, 重复 2 次, 测定其产量库容、物质生产和茎鞘物质运转状况。

1995~1996 年, 选取籽粒充实程度有明显差异的 2 个典型亚杂组合测 03/扬稻 4 号(常年谷粒充实率 > 90%, 简称测/扬)和 PC311/早献党 18(常年谷粒充实率 < 85%, 简称

* 国家“863”计划资助项目
中国农业大学苏宝林教授指导了本研究工作, 谨表谢意。
收稿日期: 1997-08-11, 收到修改稿日期: 1998-01-23

PC/早), 以籼型三系杂交稻油优 63 为对照, 大田栽培, 5 月 10 日~12 日播种, 6 月 9 日~10 日移栽, 株、行距为 $17 \times 20 \text{ cm}^2$, 每小区栽 1200 穴, 每穴 1 苗, 随机区组排列, 重复 3 次, 观测灌浆期籽粒的生理生化变化。

用上述 3 个材料, 于破口期分别喷施 0.5 mmol/L Spm(精胺)和 20 mg/L IAA(吲哚-3-乙酸), 各喷施 100 穴, 每穴喷溶液 20 ml, 以喷清水为对照。

1.2 取样和测定方法 在齐穗开花期, 各品种(组合)选择生长整齐一致同日开花的单茎(穗)450~500 个, 挂上纸牌, 选取部分穗标记开花日期, 自开花至花后 12 天每隔 3 天、花后 12 天至收获每隔 6 天各材料取挂牌单穗 30~35 个, 分强势粒(第 1、2 天开花的籽粒)和弱势粒(最后 2 天开花的籽粒), 摘下所有的籽粒。部分籽粒烘干, 人工剥去颖壳后称重, 部分籽粒置液态氮中冷冻 30 秒, 然后于 -30°C 的冰箱中保存, 用于生理生化测定。剩余挂牌单穗(50~100 个)用于测定谷粒充实率和粒重。

ATP(三磷酸腺苷)酶活性测定参照陈季楚等的方法^[10]。淀粉合成酶活性测定基本按 Nakamura 等的方法^[18], 以 ATP 生成的量表示酶的活性。ATP 含量的测定按李立人的方法^[11]。籽粒中 IAA 的提取与测定参照罗正荣的高效液相色谱法^[12]。淀粉和可溶性糖测定用蒽酮法^[13]。谷粒充实率的测定按朱庆森等方法^[14]。物质运转率、茎鞘物质输出率的测定与计算见前报^[15]。

2 结果与分析

2.1 籽粒充实状况 由表 1 可知, 反映水稻籽粒充实程度的 4 项指标, 即谷粒充实率、谷粒容重、谷粒比重和谷粒厚/长 * 宽, 亚种间杂交稻几乎都低于籼稻品种和粳稻品种。亚种间杂交稻的谷粒充实率在组合间的变幅为 68.3%~97.6%, 变异系数大于籼、粳品种。说明亚种间杂交稻确实存在着籽粒充实不良的问题, 同时也说明在亚种间杂交稻中也存在着籽粒充实度好的组合, 通过遗传改良和栽培调控等途径可以提高亚种间杂交稻的籽粒充实度。

表 1 籼、粳品种及亚种间杂交组合的籽粒充实状况
Table 1 Grain-filling status of Indica, Japonica and Intersubspecific hybrid combinations (IHCs)

测定项目 Item	籼 Indica		粳 Japonica		亚杂组合 IHCs	
	\bar{X}	C. V.	\bar{X}	C. V.	\bar{X}	C. V.
% of plump grains	96.87	2.40	95.49	3.20	90.89	5.88
Grain volume wt.	0.589	7.10	0.550	7.22	0.561	5.31
Grain specific wt.	1.117	4.07	1.091	4.21	1.088	3.11
Grain thick. /L * W	0.081	12.24	0.083	9.30	0.073	8.38

L: length; W: width; HC: Intersubspecific hybrid rice

2.2 源库特征与物质运转

1) 源库特征: 亚种间杂交稻具有明显的产量库容优势和物质生产优势; 其总颖花量分别比其亲本和油优 63 高出 30.07%和 20.61%; 全生育期的物质生产较亲本平均高出 43.99%, 较油优 63 高 26.07%; 出穗后的物质生产, 平均较其亲本高 58.96%, 较油优 63 高 104.97%, 表明亚种间杂交稻具有明显的产量库容优势和物质生产优势, 且物质生产优势集中地表现在经济产量形成期。

为分析亚种间杂交稻产量的源、库关系, 用每朵颖花平均占有的干物质量(以下简称颖花干物量)表示源(光合生产积累量)与库(颖花数)的相对比例。结果表明: 亚杂组合的颖花干物量各期均高于其亲本; 与油优 63 相比, 亚杂组合的颖花干物量在出穗期要小于油优 63, 但在全生育期, 特别在结实期, 亚杂组合要高于油优 63, 分别较油优 63 高 4.52%和 66.79%

(表2)。这一结果说明,亚种间杂交稻库容量大,但它最终的源/库比并不低。因此,亚种间杂交稻籽粒充实不良,不能简单地用“库大源不足”来解释,必另有原因。

表2 源库特征与源-库比

材料 Material	颖花量 Spikelet amount ($\times 10^7/\text{hm}^2$)	干物质积累(t/hm^2) Dry matter accumulation			干重/颖花($\text{mg}/\text{spikelet}$) Dry weight/spikelet		
		WGP	BH	AH	WGP	BH	AH
Shanyou 63	44.28	17.03	11.96	4.63	38.46	28.01	10.45
Parents	41.06	14.91	8.94	5.97	36.31	21.77	14.54
IHCs	53.41	21.47	12.00	9.49	40.20	22.46	17.76

WGP: 全生育期, Whole growth period; BH: 出穗前; Before heading;
AH: 出穗后, After heading

2) 物质运转: 亚杂组合的物质运转率明显低于油优63。出穗后茎鞘物质的表观输出率,油优63为13.98%,而亚杂组合平均为-14.54%,即出穗后茎鞘物质不仅没有净输出,而且还净增重近15%,与油优63相差28.53个百分点。成熟期茎、鞘、叶中可用性糖(可溶性糖+淀粉)的残留率,亚杂组合则明显高于油优63,收获指数则明显低于后者(表3)。亚种间杂交稻光合同化物向经济器官(籽粒)的运转率低,可能是其籽粒充实不良的重要原因。

分析亚杂组合输导组织的维管束性状,亚杂组合的伸长节间、穗颈和一次枝梗的维管束数目不少于甚至多于油优63,平均单个维管束和韧皮部的面积亚杂组合要明显大于油优63,特别是穗颈和一次枝梗,亚杂组合单个维管束的面积比油优63高出17.54%~114.71%,韧皮部的面积比油优63高18.41%~112.75%(表4)。表明亚种间杂交稻茎输导组织不是其物质运转障碍的原因。

2.3 籽粒库生理活性及其与物质运转的关系

表3 物质运转状况

材料 Material	物质运转率 TRA(%)	茎、鞘物质输出率 EPMSS(%)	可用性糖残留率 RPUC(%)	收获指数 HI
Shanyou 63	93.14	13.98	2.01	0.482
Parents	78.46	1.75	6.31	0.415
IHCs	72.37	-14.54	8.54	0.408

TRA: Transfer ratio of assimilates, EPMSS: Export percentage of the matter in stems and sheaths; RPUC: Residual percentage of usable carbohydrates; HI: Harvest index

由表5可知,灌浆初期(花后3~12d)籽粒

表4 亚杂组合输导组织的维管束性状

材料 Material	部位 Position		维管束数 No. of VB	维管束面积 TAOVB ($\mu\text{m}^2/\text{per}$)	导管面积 TAOV ($\mu\text{m}^2/\text{per}$)	韧皮部面积 TAOP ($\mu\text{m}^2/\text{per}$)
油优63 Shanyou 63	伸长节间平均 穗颈	EIOV PN	68.3 50.0	16108.35 13506.90	1353.82 909.39	2365.53 2060.69
测/扬 Ce/Yang	中部一次枝梗 伸长节间平均 穗颈	PBOMP EIOV PN	6.0 70.0 50.0	5217.88 19317.40 15876.86	528.12 1450.17 1288.71	807.36 2493.24 2445.45
PC/早 PC/Zao	中部一次枝梗 伸长节间平均 穗颈	PBOMP EIOV PN	6.5 71.7 57.0	10146.50 21947.95 17133.49	852.85 1294.39 770.42	1377.38 2657.88 2443.11
	中部一次枝梗	PBOMP	6.0	11203.29	586.81	1717.67

VB: Vascular bundle; TAOVB: Transection area of vascular bundles

TAOV: Transection area of vessels; TAOP: Transection area of phloems

EIOV: Elongated internode on average; PN: Panicle neck; PBOMP: Primary branch on mid-panicle

库生理活性(酶的活性及 ATP 和 IAA 含量等), 亚杂组合明显低于汕优 63, 籽粒充实度差的组合 PC/早低于籽粒充实度好的组合 测/扬。对 测/扬、PC/早、测 03/密阳 23、JW-8/IR36、轮回 422/明恢 63 和 02428/3037 等 6 个亚杂组合及其亲本共 16 个材料灌浆初期籽粒库的生理活性与物质运转率和谷粒充实率进行相关分析, 结果表明, 灌浆初期籽粒中 ATP 酶和淀粉合

成酶活性、ATP 和 IAA 含量与物质运转率和谷粒充实率均呈极显著正相关(表 6)。说明灌浆初期籽粒库的生理活性低是亚种间杂交稻物质运转不畅和籽粒充实不良的重要因素。

2.4 籽粒库生理活性的调节 于破口期喷施低浓度 Spm 和 IAA 后, 灌浆初期籽粒中的 IAA 含量增加, ATP 酶和淀粉合成酶活性、物质运转率和谷粒充实率均较对照提高(表 7)。表明通过化学调控等途径可提高灌浆初期籽粒库的生理活性, 同时从另一侧面反映了灌浆初期籽粒库生理活性对物质运转和籽粒充实的重要作用。

表 6 灌浆初期籽粒生理活性与物质运转率(r_1)及谷粒充实率(r_2)的相关

Table 6 Correlations of physiological activities of grains at early filling stage with transfer ratio of assimilate (r_1) and percentage of plump grains(r_2)

籽粒活性	Grain physiological activity	r_1	r_2
ATP 酶活性	ATPase activity	0.9846..	0.9653..
淀粉合成酶活性	Starch synthase activity	0.7864..	0.9246..
IAA 含量	IAA content	0.9614..	0.9831..
ATP 含量	ATP content	0.9512..	0.9133..

* *: $P \leq 0.01$ ($n=16$)

光同化物向经济器官(籽粒)运转不畅, 原因可能有: ① 输导组织结构或生理障碍; ② 库的受容活性低。从本研究的结果分析, 亚杂组合输导组织的维管束性状要优于物质运转良好的汕优 63, 说明亚种间杂交稻茎输导组织不是其物质运转障碍的因子。而亚杂组合灌浆初期籽粒的生理活性(IAA 和 ATP 含量、ATP 酶和淀粉合成酶活性等)明显低于汕优 63, 在亚

表 5 灌浆期籽粒生理活性

Table 5 Physiological activities of grains in the filling period

材料	生理活性 Physiological activity	开花后天数 Days after anthesis		
		3~12	13~30	31~48
汕优 63	ATPase($\mu\text{molPi mg}^{-1} \text{Pro. h}^{-1}$)	6.46	6.40	2.24
Shanyou 63	S. Sase (ng ATP $\text{mg}^{-1} \text{Pro. min}^{-1}$)	8.27	8.81	2.89
	ATP (pg/grain)	13.90	8.33	3.31
	IAA (ngg $^{-1}$ FW)	140.35	103.35	49.39
测/扬	ATPase($\mu\text{molPi mg}^{-1} \text{Pro. h}^{-1}$)	4.92	6.11	2.77
	S. Sase(ngATP $\text{mg}^{-1} \text{Pro. min}^{-1}$)	7.45	9.28	5.04
	ATP (pg/grain)	10.39	8.87	6.61
Ce/Yang	IAA (ngg $^{-1}$ FW)	125.35	115.62	52.99
	ATPase ($\mu\text{molPi mg}^{-1} \text{Pro. h}^{-1}$)	3.07	4.41	2.64
	S. Sase (ng ATP $\text{mg}^{-1} \text{Pro. min}^{-1}$)	4.91	6.63	5.00
PC/早	ATP (pg/grain)	8.24	6.68	4.57
	IAA (ngg $^{-1}$ FW)	102.98	103.79	52.17

S. Sase: 淀粉合成酶 Starch synthase

3~12: 花后 3、6、9 和 12 天 4 次测定的平均值 Mean of 4 determinations on the 3rd, 6th, 9th and 12th day from anthesis; 13~30: 花后 18、24 和 30 天 3 次测定的平均值 Mean of 3 determinations on the 18 th, 24 th and 30 th day from anthesis; 31~48: 花后 36、42 和 48 天 3 次测定的平均值 Mean of 3 determinations on the 36 th, 42 nd and 48 th day from anthesis

3 讨论

本研究表明, 亚种间杂交稻具有明显的产量库容优势和物质生产优势, 但绝大多数组合光合同化物向经济器官的运转率低, 因而未能将产量库容的优势和物质生产的优势有效地转化为经济产量, 这也是部分亚杂组合籽粒充实不良的主要原因。

表7 施用外源 Spm 和 IAA 对灌浆初期籽粒生理活性和籽粒充实的影响

Table 7 Effect of exogenous Spm and IAA on physiological activities at early filling stage and grain plumpness

材料 Material	处理 Treatment	ATP 酶活性 ATPase activity ^①	淀粉合成酶活性 Starch synthase activity ^②	IAA 含量 IAA content ^③ (ngg ⁻¹ FW)	物质运转率 Transfer ratio of assim. (%)	谷粒充实率 percentage of plump grains(%)
汕优 63	CK	15.38	8.49	143.19	84.37	86.31 b
Shanyou 63	Spm	17.43	10.52	159.55	87.18	89.48 a
	IAA	20.18	10.47	164.92	86.54	90.59 a
测/扬 Cc/Yang	CK	11.10	7.53	127.56	76.87	91.13 b
	Spm	16.88	10.11	148.29	81.33	94.26 a
	IAA	18.39	11.27	161.42	82.49	95.38 a
PC/早	CK	8.49	5.25	105.87	71.34	80.36 c
PC/Zao	Spm	14.24	9.11	134.92	80.24	85.74 b
	IAA	17.28	9.89	157.22	82.18	88.10 a

①②③: 花后 6 天和 12 天 2 次测定的平均值 Mean of two determinations on the 6 th and 12 th day from anthesis;

①: ($\mu\text{mol Pi mg}^{-1} \text{Pro. h}^{-1}$); ②: ($\text{ngATP mg}^{-1} \text{Pro. min}^{-1}$); a, b, c: 显著性差异 ($P \leq 0.05$) Significant difference at $P \leq 0.05$

杂组合中, 物质运转率和籽粒充实度差的组合(PC311/早献党 18)籽粒的生理活性又明显低于物质运转率和籽粒充实度好的组合(测 03/扬稻 4 号), 灌浆初期籽粒的生理活性与物质运转率和籽粒充实率呈极显著正相关。由此推测, 灌浆初期籽粒库的生理活性低是部分亚杂组合物质运转率低和籽粒充实不良的主要原因。其生理机制可能是: 籼、粳遗传物质的“不协调性”(暂用此词表达, 以区别籼粳“亲和性”)导致了杂种籽粒库生理活性低和同化物质向籽粒库输送的不良, 进而影响胚乳的发育和淀粉、蛋白质合成和积累, 最终造成籽粒充实不良, 即: 籼、粳遗传物质的“不协调性”→杂种的籽粒库生理活性低(内源激素、ATP 等含量少, ATP 酶和淀粉合成酶活性低)→光合同化物向经济器官的运转率低→胚乳发育不良, 淀粉和蛋白质合成速率慢、累积少→籽粒充实不良。通过遗传改良和化控等措施提高灌浆初期籽粒库的生理活性, 有望提高亚杂组合的物质运转率和籽粒充实度。

徐秋生等和笔者等曾指出, 亚种间杂交稻籽粒灌浆特征为强、弱勢粒异步灌浆型, 受精籽粒特别是弱勢粒灌浆启动期滞后、灌浆速率慢^[16, 17]。亚种间杂交稻籽粒灌浆特征可能与其物质生产特征有关。与汕优 63 相比, 亚种间杂交稻物质生产优势主要在结实期, 抽穗前的物质生产量相对较低, 抽穗期每朵颖花占有的干重亚杂组合明显低于汕优 63。由于亚杂组合灌浆初期单位干重负担的颖花过多, 难以启动过多颖花的灌浆, 灌浆启动迟, 速率慢, 弱勢粒的比例相应增加, 秕粒增多。因此, 增加抽穗期茎鞘中可用性糖(可溶性糖与淀粉之和)的储存量, 对提高亚杂组合灌浆初期籽粒库的受容活性及籽粒充实度有十分重要的作用。笔者等通过稀播育壮秧、前期促早发、中期多次轻搁田和保花肥迟施或粒肥早施等栽培措施, 明显地增加了亚种间杂交稻抽穗期茎、鞘中物质的积累, 提高了谷粒充实率(资料将另文发表)。

本研究对亚种间杂交稻籽粒充实不良的成因进行了初步的探讨, 对研究中发现的亚种间杂交稻物质运转障碍的问题, 需要从遗传、生理和生态等方面进行深入研究。

参 考 文 献

- 1 袁隆平, 1990, 中国农业科学, 23(3), 1~6
- 2 袁隆平, 1996, 杂交水稻, 2, 1~3

- 3 卢兴桂、张自国、S. S. Virmani, 1994, 中国水稻科学, 8(1), 48~54
- 4 徐目、陈翠莲, 1992, 杂交水稻, 1, 40~44
- 5 钱月琴、贺东祥、沈允钢, 1992, 植物生理学通讯, 28(2), 121~123
- 6 石庆华、徐益群、张佩莲等, 1995, 杂交水稻, 4, 19~22
- 7 吕川根、谷福林、陆曼丽, 1991, 江苏农业学报, 7(1), 15~19
- 8 朱庆森、张祖建、杨建昌等, 1997, 中国农业科学, 30(3), 52~59
- 9 庄宝华、林菲、洪植蕃, 1994, 中国水稻科学, 8(2), 111~114
- 10 陈季楚、傅婉华, 1983, 细胞生物学杂志, 5(3), 21~54
- 11 李立人, 1986, 植物生理学通讯, 4, 5~11
- 12 罗正荣、朱丽华、吴谋成, 1990, 植物生理学通讯, 2, 50~52
- 13 蔡武城、袁厚积主编, 1982, 生物物质常用化学分析法, 科学出版社, 北京, 15~16
- 14 朱庆森、王志琴、张祖建, 1995, 江苏农学院学报, 16(2), 1~5
- 15 杨建昌、朱庆森、王志琴等, 1997, 作物学报, 23(1), 82~88
- 16 徐秋生、李卓吾, 1994, 杂交水稻, 2, 26~29
- 17 杨建昌、朱庆森、王志琴, 1994, 江苏农学院学报, 15(4), 14~18
- 18 Nakamura, Y., K. Yuki, Y. Park, 1989, Plant Cell Physiol., 30(6), 833~839

Reasons for Poor Grain Plumpness in Intersubspecific Hybrid Rice

Wang Zhiqin Yang Jianchang Zhu Qingsen

Zhang Zujian Long Youzhong Wang Xueming

(Agricultural College, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009)

Abstract Using several typical intersubspecific hybrid rice combinations (IHRCs) and their parents as materials, their grain-filling characteristics and the reasons for poor grain plumpness were studied. The results showed that a) the grain plumpness of IHRCs, in general, was poorer than that of Indica or Japonica rice varieties, and the coefficient of variability of plumpness in the former was larger than that in the latter; b) IHRCs had large sink capacity, obvious heterosis in matter production in grain filling period (from heading to harvest), and low transfer ratio of assimilate, and low translocation proportion of assimilate to panicles was an important reason for poor grain plumpness of some IHRCs; c) in terms of physiological activities (IAA and ATP contents, ATP ase and starch synthase activities) of grains at the early filling stage, IHRCs were lower than Shanyou 63, and the combination with low transfer ratio of assimilate (PC311/Zaoxiandang18) was lower than the one with the high ratio (Ce03/Yangdao 4), suggesting that the low sink activity in early grain filling period account for low transfer ratio of assimilate and poor grain plumpness of some IHRCs; and d) applying low concentration of Spm(spermine) and IAA at early heading stage could increase the sink activity, remobilization of assimilate, and the grain plumpness of IHRCs.

Key words Intersubspecific hybrid rice; Sink activity; Transfer ratio of assimilate; Grain plumpness