

## 水稻根和籽粒细胞分裂素和脱落酸浓度与籽粒灌浆及蒸煮品质的关系

常二华 王朋 唐成 刘立军 王志琴 杨建昌\*

(扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室, 江苏扬州 225009)

**摘要:**以10个不同基因型水稻品种和杂交稻组合为材料,分析了结实期水稻根系和籽粒细胞分裂素和脱落酸(ABA)浓度的变化及其与籽粒灌浆速率和稻米蒸煮品质的关系。结果表明,灌浆早期(花后0~12 d)根和籽粒玉米素+玉米素核苷(Z+ZR)浓度以及灌浆中期(花后13~26 d)根和籽粒ABA浓度与籽粒起始生长势、平均灌浆速率、最大灌浆速率、糙米重呈显著或极显著正相关( $r = 0.726^* \sim 0.984^{**}$ ),与活跃灌浆期呈极显著或极显著负相关( $r = -0.749^* \sim -0.834^{**}$ )。灌浆中、后期(花后27~40 d)根和籽粒Z+ZR浓度与活跃灌浆期呈显著或极显著正相关( $r = 0.689^* \sim 0.932^{**}$ ),但灌浆后期Z+ZR浓度与灌浆速率呈极显著负相关( $r = -0.826^{**} \sim -0.927^{**}$ )。灌浆中期和后期根和籽粒Z+ZR浓度与胶稠度及碱化值呈显著或极显著正相关( $r = 0.722^* \sim 0.896^{**}$ ),与直链淀粉含量呈显著或极显著负相关( $r = -0.633^* \sim -0.778^{**}$ )。灌浆中期根和籽粒ABA浓度与胶稠度及碱化值呈极显著负相关( $r = -0.883^{**} \sim -0.913^{**}$ ),与直链淀粉含量呈极显著正相关( $r = 0.803^{**} \sim 0.871^{**}$ )。不同灌浆期ZR或ABA处理对籽粒灌浆、稻米胶稠度和直链淀粉含量的影响,与内源激素同灌浆特征参数和稻米蒸煮品质指标的关系基本吻合。表明根和籽粒细胞分裂素和ABA对籽粒灌浆和稻米蒸煮品质起调控作用,其调控的正、负效应取决于灌浆的时期。

**关键词:** 水稻;根系;细胞分裂素;脱落酸;籽粒灌浆;蒸煮品质

**中图分类号:** S511

## Concentrations of Cytokinin and Abscisic Acid in Roots and Grains and Its Relationship with Grain Filling and Cooking Quality of Rice

CHANG Er-Hua, WANG Peng, TANG Cheng, LIU Li-Jun, WANG Zhi-Qin and YANG Jian-Chang\*

(Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu, China)

**Abstract:** Cytokinin and abscisic acid (ABA) are two kinds of important plant hormones. Their roles in grain filling and quality of rice, however, are not fully understood. The objective of this study was to determine changes in concentrations of zeatin (Z) + zeatin riboside (ZR) and ABA in both roots and grains during grain filling, grain filling characteristics and the indexes for cooking quality using ten rice cultivars (including hybrids and lines) grown in nutrient solution. The results showed that the change in concentrations of Z + ZR and ABA in roots and grains exhibited a single peak curve during the grain filling period. The Z + ZR concentration in roots was very high at early grain filling stage and reached a peak at 3-9 d after anthesis (DAA), and that in grains at 9-12 DAA. ABA concentrations in roots and grains were rather low at early grain filling stage, then increased with grain filling, and reached a peak at 15-18 DAA in roots and at 15-21 DAA in grains. Concentrations of Z + ZR in roots and grains at early grain filling stage (0-12 DAA) and ABA at the mid stage (13-26 DAA) were significantly or very significantly correlated with the initial grain growth potential, mean grain filling rate, maximum grain filling rate and brown rice weight ( $r = 0.726^* \sim 0.984^{**}$ ), whereas significantly and negatively correlated with active grain filling period ( $r = -0.749^* \sim -0.834^{**}$ ). Z + ZR concentrations at the mid or late grain filling stage (27-40 DAA) significantly or very significantly correlated with active grain filling period ( $r = 0.689^* \sim 0.932^{**}$ ) but those at the late stage negatively correlated with grain filling rate ( $r = -0.826^{**} \sim -0.927^{**}$ ). The gel consistency and alkali spreading value of rice were significantly or very significantly correlated with Z + ZR

基金项目: 国家自然科学基金(30370828)和江苏省自然科学基金(BK2003041)资助。

作者简介: 常二华(1982-),男,江苏连云港人,博士研究生,从事作物栽培生理研究。

\* 通讯作者(Corresponding author): 杨建昌。Tel: 0514-7979317; E-mail: jcyang@yzu.edu.cn

Received(收稿日期): 2005-08-15; Accepted(接受日期): 2005-12-15.

concentrations in roots and grains at mid and late grain filling stages ( $r = 0.722^* \sim 0.896^{**}$ ), whereas significantly and negatively correlated with ABA concentrations at mid grain filling stage ( $r = -0.883^{**} \sim -0.913^{**}$ ). The correlations between amylose content and the concentrations of Z + ZR and ABA were reversed to the correlations of gel consistency with the two hormones. When roots were treated with  $10^{-7}$  mol/L ZR or with  $10^{-7}$  mol/L ABA at 0-6, 14-20 and 24-30 DAA, respectively, the effects of the exogenous hormones on grain filling and the cooking quality were consistent with the relationships of the two endogenous hormones with the grain filling parameters and indexes for cooking quality. The results suggest that cytokinin and ABA play important roles in the regulation of grain filling and quality of rice, and the direction of effects may dependent on grain filling stages.

**Key words:** Rice; Root; Cytokinin; Abscisic acid; Grain filling; Cooking quality

细胞分裂素和脱落酸(ABA)是两类重要的植物激素。它们主要由根系合成,经输导组织传送到地上各器官并在那里发挥生理作用<sup>[1]</sup>。细胞分裂素一般认为是促进型植物激素,对促进细胞分裂和延缓植株衰老起重要调控作用<sup>[2]</sup>。已有的研究表明,在已发现的30多种细胞分裂素中,玉米素(Z)和玉米素核苷(ZR)是水稻等高等植物体内主要的并可转运的细胞分裂素<sup>[3]</sup>。杨建昌等观察到,水稻开花后发育胚乳中Z+ZR的含量很高,且与胚乳细胞的增殖速率密切相关<sup>[4]</sup>。ABA通常被认为是抑制型植物激素,它与植株衰老和器官(叶、蕾、铃)脱落有密切联系<sup>[5]</sup>。但近年来的一些研究发现,ABA对大豆和水稻等作物籽粒的发育充实起调控作用<sup>[6-7]</sup>。Kato等观察到,在水稻籽粒灌浆过程中,大的籽粒比小的籽粒ABA含量高<sup>[8]</sup>。王志琴等报道,水稻弱勢粒灌浆慢与籽粒ABA含量低有关<sup>[9]</sup>。目前,有关水稻根系和籽粒细胞分裂素和ABA浓度与籽粒灌浆的关系尚不十分清楚,有关上述两类激素与稻米品质的关系未见研究报告。本研究较系统地分析了结实期水稻根系和籽粒细胞分裂素和ABA浓度的变化及其与籽粒灌浆速率和稻米蒸煮品质的关系,旨在进一步揭示水稻结实和品质形成机理,为高产优质育种和栽培提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与栽培概况

选择熟期基本一致的中熟水稻品种(包括组合、品系,下文统称品种)10个,其中粳稻品种4个:武育梗3号、武香梗9号、镇稻88和ILPOON(一品稻,从韩国引进);新株型品系2个:IR65598-112-2和IR66738-118-1-2(从国际水稻研究所引进,分别简称为NPT1和NPT2);籼稻品种2个:扬稻4号和扬稻6号;杂交籼稻组合2个:丰优香占和汕优63。2003

年和2004年种植于扬州大学农学院试验场的水培池。5月10~12日播种,6月8~10日移栽。株、行距为15 cm × 18 cm,常规稻品种每穴2苗,杂交稻每穴1苗。每个品种在一个水培池的种植面积为4 m<sup>2</sup>(148穴),重复3次。各生育期水培液配方及浓度参照Mae等的方法<sup>[10]</sup>。每天用1 mol/L HCl或1 mol/L NaOH调节水培液pH至5.0,每周换液一次。

### 1.2 取样和测定

1.2.1 籽粒灌浆 于始穗期各品种选择生长整齐一致、同日始花的穗子250~300个并挂挂牌。自开花至花后24 d每隔3 d、花后27 d至收获每隔6 d,每材料取挂牌单穗15~20个。将穗子分3部分(每部分5~6个穗为1个样本),摘下所有受精籽粒,一半放入液氮固定1 min后贮于-80℃冰箱待测籽粒Z+ZR和ABA浓度,另一半于70℃烘箱烘至衡重后称重。籽粒灌浆过程用Richards方程模拟<sup>[11]</sup>:

$$W = A / (1 + Be^{-k})^{1/N} \quad (1)$$

$$\text{籽粒灌浆速率 } F = AKBe^{-k} / (1 + Be^{-k})^{(N+1)/N} \quad (2)$$

方程中W为粒重(mg),A为最终粒重(mg),t为花后天数。B、k、N为回归方程所确定的参数,活跃灌浆期定义为W达到A的5%(t<sub>1</sub>)和95%(t<sub>2</sub>)所经历的时间,平均灌浆速率(F<sub>平均</sub>)由t<sub>1</sub>到t<sub>2</sub>时间计算而得,并按朱庆森等方法算得最大灌浆速率(F<sub>最大</sub>)和籽粒起始生长势(R<sub>0</sub>)<sup>[12]</sup>。

因所用品种在开花40 d后籽粒增重甚微,故将花后0~40 d分为3个时期,花后0~12 d为灌浆前期,花后13~26 d为灌浆中期,花后27~40 d为灌浆后期。

拔取整株(穴),取出样穗及根,未取穗、根的植株再移栽回水培池中。将样根洗净并在液氮中固定,置低温冰箱保存,待测根系激素浓度。

1.2.2 激素浓度 根和籽粒 Z + ZR 和 ABA 的提取与测定参照何钟佩的酶联免疫法 (ELISA)<sup>[13]</sup>, 每样品至少重复测定 4 次, 激素含量的计算按 Weiler 等的方法<sup>[14]</sup>。Z + ZR 和 ABA 的回收率分别为 (78.25 ± 5.82)% 和 (82.33 ± 4.65)%。

1.2.3 产量与品质的测定 各材料于成熟期取 3 个 50 穴考种计产。风干稻谷置室温下 3 个月后加工, 用以测定稻米品质。在众多的稻米品质评价指标中, 蒸煮食味品质 (直链淀粉含量、糊化温度、胶稠度和黏滞性等) 和外观品质 (垩白度和透明度等) 是稻米的主要评价指标<sup>[15]</sup>, 故重点测定上述两类指标。糙米重、垩白粒率、垩白度、直链淀粉含量和胶稠度按照中华人民共和国国家标准《GB/T 17891-1999 优质稻谷》测定<sup>[16]</sup>, 稻米的透明度和碱化值按照中华人民共和国农业部部颁标准《NY/T 83-1988 米质测定方法》测定<sup>[17]</sup>。

### 1.3 外源激素处理

武育梗 3 号和扬稻 6 号种植于另外 6 个小水培池, 栽插密度和水培液配方同上。自抽穗开始分 3 期 (花后 0~6 d、花后 14~20 d 和花后 24~30 d), 每期 2 种处理, 处理 1 (T1) 在水培液中加玉米素核苷

(ZR, 纯度 > 98%); 处理 2 (T2) 在水培液中加脱落酸 (ABA, 纯度 > 98%)。上述 2 种外源激素 (购自美国 Sigma 化学公司) 用少许甲醇或乙醇溶解后, 最终配成  $10^{-7}$  mol/L 水培液, 以未用激素处理为对照。每期处理期为 7 d, 处理结束后换成正常水培液。各处理的植株样本为 108 穴, 重复 2 次。籽粒灌浆和稻米品质的测定方法同上。

所得数据经 SAS 软件统计分析, 用  $LSD_{0.05}$  进行品种和处理间差异显著性检验。两年结果趋势一致, 文中取用两年的平均数。

## 2 结果与分析

### 2.1 灌浆速率和稻米外观与蒸煮品质

各品种由 Richards 方程拟合的部分籽粒灌浆特征参数以及糙米重列于表 1。由表可知, 籽粒起始生长势 ( $R_0$ )、活跃灌浆期 ( $D$ )、平均灌浆速率 ( $F_{\text{mean}}$ )、最大灌浆速率 ( $F_{\text{max}}$ ) 以及糙米重在不同类型品种间差异甚大。即使在同一类型品种间 (如梗稻品种间、杂交稻组合间), 籽粒灌浆速率也有较大差异, 反映了本试验选用的品种存在着明显的基因型差异。

表 1 供试水稻品种籽粒灌浆特征和粒重  
Table 1 Grain filling characteristics and grain weight of tested rice cultivars

品种 Cultivar	$R_0$	$D$ (d)	$F_{\text{mean}}$ ( $\text{mg} \cdot \text{grain}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ )	$F_{\text{max}}$ ( $\text{mg} \cdot \text{grain}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ )	糙米重 Brown rice weight ( $\text{mg} \cdot \text{grain}^{-1}$ )
武育梗 3 号 Wuyujing 3	0.489 c	35 cd	0.597 d	1.646 g	23.31 c
武香梗 9 号 Wuxiangjing 9	0.345 e	36 c	0.570 e	1.754 e	22.81 d
镇稻 88 Zhendao 88	0.321 g	34 de	0.580 e	1.657 g	21.89 ef
ILPOON	0.318 g	39 b	0.480 g	1.618 h	20.80 h
NPT1	0.336 ef	36	0.540 f	1.685 f	21.59 fg
NPT2	0.369 d	37 bc	0.540 f	1.768 d	22.18 e
扬稻 4 号 Yangdao 4	0.513 b	33 def	0.644 c	1.986 a	23.61 bc
扬稻 6 号 Yangdao 6	0.505 b	32 ef	0.672 b	1.945 b	23.92 ab
丰优香占 Fengyouxiangzhan	0.327 fg	44 a	0.434 h	1.602 h	21.20 gh
汕优 63 Shanyou 63	0.524 a	31f	0.700 a	1.912 c	24.09 a

注:  $R_0$ : 籽粒起始生长势;  $D$ : 活跃灌浆期;  $F_{\text{mean}}$ : 平均灌浆速率;  $F_{\text{max}}$ : 最大灌浆速率。同一栏内不同字母所标数值在 0.05 水平上差异显著, 下表同。

Notes:  $R_0$ : initial potential of grain growth;  $D$ : active grain filling period;  $F_{\text{mean}}$ : mean grain filling rate;  $F_{\text{max}}$ : maximum grain filling rate. Values followed by a different letter within a column are significantly different at the 0.05 probability level. The same in following tables.

稻米的外观品质和蒸煮品质在品种间的差异也十分明显 (表 2)。在供试的 10 个水稻品种中, 丰优香占稻米的透明度最大, 垩白度最低, 米胶较长, 碱化值较高; 2 个新株型材料稻米的透明度最低, 垩白度最高, 米胶较短, 碱化值较小。品种间直链淀粉含量变化范围为 10.6%~21.2%, 一般直链淀粉含量较低的品种, 碱化值较大, 米胶较长。

### 2.2 根和籽粒细胞分裂素和 ABA 浓度的变化

2.2.1 细胞分裂素浓度的变化 水稻花后根系和籽粒细胞分裂素 (Z + ZR) 浓度的变化呈单峰曲线 (图 1), 其浓度的高低以及峰值出现的时间因品种不同而有较大差异, 且表现出如下特点:

(1) 根系 Z + ZR 浓度在灌浆初期就很高, 花后 3~9 d 达到峰值, 籽粒 Z + ZR 浓度峰值出现较根系晚, 在花后 9~12 d; 一般灌浆前、中期根系 Z + ZR 浓度较高的品种, 其籽粒的浓度也较高, 两者呈极显著

正相关( $r=0.956^{**}$ )。

(2)根和籽粒 Z + ZR 浓度灌浆前期较高的品种,其籽粒起始生长势、平均灌浆速率、最大灌浆速

率也较大,糙米重也较高;灌浆中期和后期较高的品种,其活跃灌浆期就较长(图1,表1)

表2 供试品种稻米的外观品质和蒸煮品质  
Table 2 Appearance and cooking qualities of the tested rice cultivars

品种 Cultivar	透明度 Transparency	空白粒率 Chalky kernel (%)	空白度 Chalkiness (%)	胶稠度 Gel consistency (mm)	碱化值 Alkali spreading value	表观直链淀粉含量 Apparent amylose content (%)
武育梗3号 Wuyujing 3	0.76 e	67.2 bc	11.8 c	75.5 bc	6.83 a	13.2
武香梗9号 Wuxiangjing 9	0.74 c	38.5 e	12.7 c	80.2 a	6.25 bc	13.8 e
镇稻88 Zhendao 88	0.71 cd	42.8 de	16.8 b	72.5 c	6.08 bc	14.2 e
ILPOON	0.87 ab	44.8 d	8.7 de	84.3 a	7.00 a	10.6 f
NPT1	0.65 d	74.6 a	32.6 a	62.4 d	5.90 c	15.8 d
NPT2	0.63 d	70.8 ab	27.4 a	63.8 d	5.95 c	15.4 d
扬稻4号 Yangdao 4	0.87 ab	30.8 f	9.6 d	53.6 e	5.21 d	19.5 b
扬稻6号 Yangdao 6	0.92 a	27.6 f	8.9 de	62.4 d	5.87 e	17.1 c
丰优香占 Fengyouxiangzhan	0.95 a	40.8 d	7.6 e	78.9 b	6.40 b	14.5 e
油优63 Shanyou 63	0.81 b	62.9 c	12.8 c	51.4 e	4.89 e	21.2 a

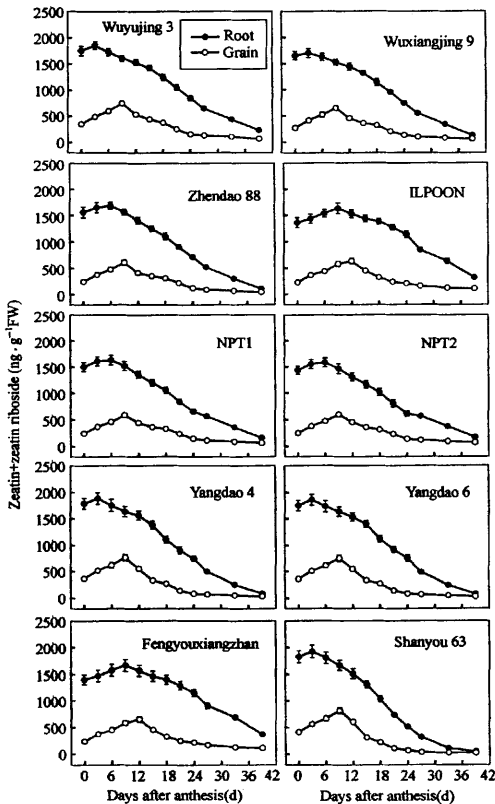


图1 结实期根和籽粒玉米素+玉米素核苷浓度的变化

Fig.1 Changes in zeatin + zeatin riboside concentrations in roots and grains of rice

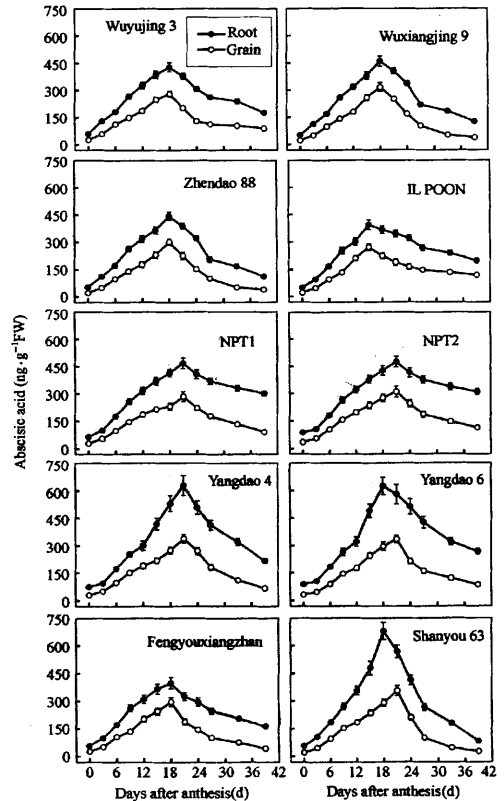


图2 结实期根和籽粒脱落酸浓度的变化

Fig.2 Changes in abscisic acid concentrations in roots and grains of rice

(3) 灌浆中、后期根和籽粒 Z + ZR 浓度较高的品种,其稻米的米胶较长,碱化值较大,直链淀粉含量较低(图1,表2)

2.2.2 ABA 浓度的变化 根和籽粒的 ABA 浓度在灌浆初期均很低,随灌浆进程而增加,根在花后 15~18 d、籽粒在花后 15~21 d 达到峰值,此后迅速下降(图2);根系 ABA 浓度较高的品种,其籽粒的浓度也较高,两者呈极显著正相关( $r = 0.978^{**}$ )

灌浆中期根和籽粒 ABA 浓度较高的品种,其平

均灌浆速率、最大灌浆速率也较大,糙米重也较高,活跃灌浆期较短(图2,表1),米胶较短,碱化值较小,直链淀粉含量较高(图2,表2)。

2.3 细胞分裂素和 ABA 浓度与灌浆速率和稻米品质的相关

由于不同灌浆期根和籽粒 Z + ZR 和 ABA 浓度变化很大,其早、中、后期 Z + ZR 和 ABA 的平均浓度与籽粒灌浆特征参数、稻米的外观品质和蒸煮品质指标作相关分析的结果列于表3和表4。

表3 水稻根和籽粒玉米素 + 玉米素核苷(Z + ZR)和脱落酸(ABA)浓度与籽粒起始生长势( $r_1$ )、平均灌浆速率( $r_2$ )、最大灌浆速率( $r_3$ )、活跃灌浆期( $r_4$ )和糙米重( $r_5$ )的相关

Table 3 Correlations of zeatin + zeatin riboside (Z + ZR) and abscisic acid (ABA) concentrations in rice roots and grains with initial potential of grain growth ( $r_1$ ), mean grain filling rate ( $r_2$ ), maximum grain filling rate ( $r_3$ ), active grain filling period ( $r_4$ ), and brown rice weight ( $r_5$ )

器官 Organ	激素 Hormone	花后天数 Days after anthesis (d)	$r_1$	$r_2$	$r_3$	$r_4$	$r_5$
根 Root	Z + ZR	0-12	0.912**	0.895**	0.726*	-0.779*	0.930**
		13-26	-0.310	-0.631	-0.522	0.689*	-0.492
		27-40	-0.630	-0.927**	-0.802*	0.932**	-0.820*
	ABA	0-12	0.588	0.581	0.304	-0.515	0.631
		13-26	0.814**	0.882**	0.984**	-0.799*	0.856**
		27-40	0.176	0.081	0.343	-0.126	0.089
籽粒 Grain	Z + ZR	0-12	0.980**	0.888**	0.794*	-0.749*	0.940**
		13-26	-0.269	-0.618	-0.612	0.753*	-0.521
		27-40	-0.438	-0.826**	-0.673*	0.868**	-0.680*
	ABA	0-12	0.561	0.272	0.157	-0.165	0.416
		13-26	0.611	0.884**	0.901**	-0.834**	0.846**
		27-40	0.237	0.070	0.295	-0.089	0.119

注:\*\*\*: 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著,下同。

Notes:\*\*\*: significance at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively. The same below.

表4 水稻根和籽粒中玉米素 + 玉米素核苷(Z + ZR)和脱落酸(ABA)浓度与米粒透明度( $r_1$ )、蛋白米率( $r_2$ )、蛋白度( $r_3$ )、胶稠度( $r_4$ )、碱化值( $r_5$ )和直链淀粉含量( $r_6$ )的相关

Table 4 Correlations of zeatin + zeatin riboside (Z + ZR) and abscisic acid (ABA) concentrations in rice roots and grains with transparency ( $r_1$ ), chalky kernel ( $r_2$ ), chalkiness ( $r_3$ ), gel consistency ( $r_4$ ), alkali spreading value ( $r_5$ ), and amylose content ( $r_6$ )

器官 Organ	激素 Hormone	花后天数 Days after anthesis (d)	$r_1$	$r_2$	$r_3$	$r_4$	$r_5$	$r_6$
根 Root	Z + ZR	0-12	-0.204	0.450	-0.416	-0.610	-0.615	0.580
		13-26	-0.181	0.021	-0.601	0.822**	0.722*	-0.676*
		27-40	0.041	-0.287	-0.160	0.896**	0.838**	-0.778**
	ABA	0-12	0.423	0.057	-0.006	0.146	0.136	-0.257
		13-26	-0.325	0.388	-0.133	-0.902**	-0.913**	0.871**
		27-40	-0.579	0.389	0.539	-0.539	-0.247	0.203
籽粒 Grain	Z + ZR	0-12	-0.210	0.355	-0.357	-0.595	-0.581	0.563
		13-26	-0.056	-0.172	-0.466	0.825**	0.759**	-0.633*
		27-40	-0.103	-0.166	-0.273	0.832**	0.778**	-0.689*
	ABA	0-12	-0.091	0.084	0.212	-0.251	-0.136	0.283
		13-26	-0.053	0.036	-0.020	-0.884**	-0.883**	0.803**
		27-40	-0.581	0.445	0.487	-0.341	-0.196	0.197

灌浆早期根和籽粒 Z + ZR 浓度以及灌浆中期根和籽粒 ABA 浓度与籽粒起始生长势、平均灌浆速率、最大灌浆速率、糙米重呈极显著正相关( $r = 0.726^* \sim 0.984^{**}$ ),与活跃灌浆期呈极显著负相关( $r = -0.749^* \sim -0.834^{**}$ );灌浆中、后期根

和籽粒 Z + ZR 浓度与活跃灌浆期呈显著或极显著正相关( $r = 0.689^* \sim 0.932^{**}$ );灌浆后期 Z + ZR 浓度与灌浆速率呈极显著负相关( $r = -0.826^{**} \sim -0.927^{**}$ );灌浆早期和后期根和籽粒 ABA 浓度与各灌浆特征参数的相关不显著(表3)。

灌浆中、后期根和籽粒 Z + ZR 浓度与胶稠度及碱化值呈显著或极显著正相关 ( $r = 0.722^* \sim 0.896^{**}$ ), 与直链淀粉含量呈显著或极显著负相关 ( $r = -0.633^* \sim -0.778^{**}$ ); 灌浆中期根和籽粒 ABA 浓度与胶稠度及碱化值呈极显著负相关 ( $r = -0.883^{**} \sim -0.913^{**}$ ), 与直链淀粉含量呈极显著正相关 ( $r = 0.803^{**} \sim 0.871^{**}$ ); 灌浆各期根和籽粒 Z + ZR 或 ABA 浓度与稻米的外观品质指标(透明度、垩白米率和垩白度)的相关均不显著(表4)。

#### 2.4 外源 ZR 和 ABA 对籽粒灌浆和稻米品质的影响

分别于花后 0 ~ 6 d、14 ~ 20 d 和 24 ~ 30 d, 用  $10^{-7}$  mol/L ZR(T1) 或  $10^{-7}$  mol/L ABA(T2) 处理根系, 观察外源细胞分裂素和 ABA 对籽粒灌浆和稻米蒸煮品质的影响, 结果列于表 5。外源激素对籽粒灌

浆和品质的影响存在着明显的处理时期效应。花后 0 ~ 6 d ZR 处理后, 灌浆速率和糙米重较对照(未由激素处理)显著增加, 活跃灌浆期缩短, 对稻米蒸煮品质的影响不显著; 此期以及花后 24 ~ 30 d 用 ABA 处理, 对籽粒灌浆速率和稻米蒸煮品质均无显著影响。花后 14 ~ 20 d 处理, 外源 ABA 显著增加了灌浆速率、糙米重和直链淀粉含量, 缩短了活跃灌浆期和米胶长度; 此期用 ZR 处理, 对籽粒灌浆速率和稻米蒸煮品质均无显著影响。在花后 24 ~ 30 d 处理, 外源 ZR 降低了灌浆速率和直链淀粉含量, 增加了活跃灌浆期和米胶长度。外源激素对籽粒灌浆和稻米胶稠度和直链淀粉含量的影响, 与内源激素同灌浆特征参数和稻米蒸煮品质指标的关系基本吻合。用  $10^{-6}$  mol/L ZR 或  $10^{-6}$  mol/L ABA 处理穗, 所得结果与外源激素处理根系结果趋势一致(表略)。

表 5 外源玉米素核苷和脱落酸对灌浆速率和蒸煮品质的影响  
Table 5 Effects of exogenous zeatin riboside and abscisic acid on grain filling rate and cooking quality of rice

品种 Cultivar	处理 Treatment		平均灌浆速率 Mean grain filling rate (mg·grain <sup>-1</sup> ·d <sup>-1</sup> )	活跃灌浆期 Active grain filling period (d)	糙米重 Brown rice weight (mg·grain <sup>-1</sup> )	胶稠度 Gel consistency (mm)	表观直链淀粉含量 Apparent amylose content (%)
	时期 Period	外源激素 Exogenous hormone					
武育梗 3 号 Wuyujing 3	0-6 DAA	对照 CK	0.601 b	35.1 a	23.49 b	76.7 a	13.4 a
		T1	0.684 a	32.7 b	24.82 a	75.8 a	13.9 a
		T2	0.612 b	34.0 a	23.11 b	76.6 a	13.2 a
	14-20 DAA	对照 CK	0.597 b	35.2 a	23.32 b	75.8 a	13.2 b
		T1	0.575 b	36.1 a	23.12 b	76.3 a	12.9 b
		T2	0.670 a	32.8 b	24.43 a	71.2 b	14.8 a
	24-30 DAA	对照 CK	0.606 a	34.9 b	23.51 a	76.4 b	13.6 a
		T1	0.543 b	38.1 a	23.01 a	79.3 a	12.1 b
		T2	0.611 a	34.7 b	23.54 a	75.2 b	13.8 a
扬稻 6 号 Yangdao 6	0-6 DAA	对照 CK	0.642 b	33.8 a	24.13 b	52.8 a	19.6 a
		T1	0.732 a	31.5 b	25.62 a	51.4 a	19.9 a
		T2	0.645 b	33.6 a	23.79 b	52.9 a	19.4 a
	14-20 DAA	对照 CK	0.651 b	33.2 a	24.08 b	51.7 a	19.5 b
		T1	0.628 b	34.2 a	23.87 b	52.9 a	19.3 b
		T2	0.739 a	30.6 b	25.15 a	48.6 b	20.8 a
	24-30 DAA	对照 CK	0.643 a	34.3 b	24.52 a	53.1 b	19.8 a
		T1	0.573 b	37.9 a	24.13 a	56.8 a	18.1 b
		T2	0.655 a	33.8 b	24.61 a	52.7 b	19.9 b

注: T1:  $10^{-7}$  mol·L<sup>-1</sup> 玉米素核苷; T2:  $10^{-7}$  mol·L<sup>-1</sup> 脱落酸; DAA: 开花后天数。

Notes: T1:  $10^{-7}$  mol·L<sup>-1</sup> zeatin riboside; T2:  $10^{-7}$  mol·L<sup>-1</sup> abscisic acid; DAA: days after anthesis.

### 3 讨论

关于细胞分裂素对作物籽粒灌浆的调控作用, 存在两种观点, 一种认为整个灌浆期籽粒细胞分裂素含量的高低决定了粒重的大小<sup>[18]</sup>; 另一种则认为, 细胞分裂素对粒重的决定作用, 主要在开花受精后的胚乳细胞增殖期<sup>[19]</sup>。本研究观察到, 水稻籽粒的起始生长势、灌浆速率和糙米重均与灌浆前期(花后 0 ~ 12 d)根和籽粒 Z + ZR 浓度呈显著或极显著的

正相关, 而与灌浆中期(花后 13 ~ 26 d)的 Z + ZR 浓度相关不显著, 与灌浆后期(花后 27 ~ 40 d) Z + ZR 浓度呈显著负相关。在灌浆不同时期用外源 ZR 处理也得到了类似的结果。表明细胞分裂素对籽粒灌浆速率和粒重的调控作用, 主要在灌浆前期。Bhardwaj 等指出, 灌浆初期籽粒较高的 Z + ZR 含量可以促进胚乳细胞的分裂并构建成一个强库(powerful sink), 从而促进同化物向籽粒的运转<sup>[20]</sup>。但本研究观察到灌浆中、后期根和籽粒 Z + ZR 浓度

与活跃灌浆期显著相关,在花后 24~30 d 外源 ZR 处理使活跃灌浆期明显增长。说明灌浆中、后期细胞分裂素对延缓籽粒衰老和延长灌浆期起重要作用。

ABA 一般被认为是植物生长的抑制物质<sup>[21]</sup>。但本研究表明,灌浆中期根和籽粒 ABA 浓度与灌浆速率和糙米重呈极显著正相关,花后 14~20 d 外源 ABA 处理显著增加了灌浆速率和粒重。说明在灌浆中期根和籽粒 ABA 对籽粒灌浆有促进作用。在小麦、大麦和大豆上也曾有类似的研究结果<sup>[6,22-23]</sup>。有关 ABA 促进籽粒灌浆的机理,目前仍不清楚。有研究报道,ABA 能促进光合同化物向籽粒的运转,进而促进籽粒的生长发育<sup>[24,27]</sup>。近年来有研究证明,植物体内 ABA 的一个重要功能就是抑制乙烯的产生,从而维持植物的正常生长<sup>[24]</sup>。也有人认为,ABA 在糖讯号(sugar-signal)传递过程中起重要作用,它能增强植物组织对糖讯号响应的能力<sup>[25]</sup>。Yang 等报道,在花后 9~14 d 喷施低浓度外源 ABA,能提高小麦籽粒中蔗糖合成酶(SuSase)、可溶性淀粉合成酶(SSSase)和 ADP 葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)的活性,喷施 ABA 合成抑制剂氟草酮则降低了上述酶的活性<sup>[26]</sup>。SuSase、SSSase 和 AGPase 被认为是植物在蔗糖-淀粉代谢途径中的关键酶<sup>[27]</sup>。其中,SuSase 活性与库强(sink strength)有密切联系,被认为是库强的指标<sup>[27]</sup>。由此可推测,ABA 通过调节籽粒中蔗糖-淀粉代谢的关键酶活性,增大库强,从而促进籽粒灌浆。但本研究观察到,灌浆中期根和籽粒 ABA 浓度与活跃灌浆期呈显著负相关,说明根和籽粒 ABA 浓度过高,可能会产生灌浆期缩短等不利影响。

本研究相关分析结果说明 Z + ZR 和 ABA 对稻米的蒸煮品质均起调控作用。但其有关作用机理,目前鲜有报道。笔者在研究中观察到,一些米胶长、直链淀粉含量低的品种(如 ILPOON 和丰优香占),灌浆中、后期淀粉分支酶(Q 酶)和异淀粉酶活性较高,而那些米胶短、直链淀粉含量高的品种(如扬稻 4 号和汕优 63)灌浆中、后期淀粉分支酶和异淀粉酶活性较低;上述两酶活性与籽粒中 Z + ZR 浓度呈显著正相关,与 ABA 浓度呈显著负相关;在灌浆中、后期用外源 ZR 处理根系或喷施穗,淀粉分支酶和异淀粉酶活性增加。在灌浆中期施用外源 ABA,结果则相反(另文发表)。由此推测,细胞分裂素(Z + ZR)和 ABA 可能是通过调节籽粒中淀粉分支酶和异淀粉酶活性实现对稻米蒸煮品质的调控作用。

Davies 指出,植物激素间可以相互协同或相互拮抗,促进和抑制物质之间的相互平衡,最终决定植物的生长发育<sup>[5]</sup>。本研究中还观察到,籽粒灌浆速率和稻米的蒸煮品质不仅与根和籽粒中 Z + ZR 和 ABA 浓度有关,而且与 Z + ZR 对 ABA 的比值密切相关(资料未列出)。在本试验 10 个材料中,灌浆速率较大、粒重较高、蒸煮品质符合国标 GB/T 17891-1999 优质稻谷标准的品种武香梗 9 号(梗)和扬稻 6 号(粳),其灌浆前、中、后期籽粒 Z + ZR 与 ABA 比值,分别为 5.42~5.98、0.63~0.75 和 0.51~0.59。选择灌浆期根系或籽粒中 Z + ZR 与 ABA 比值较合适的品种,或通过结实期干湿交替灌溉等栽培措施调节根和籽粒的细胞分裂素与 ABA 比值<sup>[28]</sup>,可望获得水稻高产与优质的协调一致。

本研究未观察到根系和籽粒 Z + ZR 或 ABA 浓度与稻米外观品质间显著的相关性,推测细胞分裂素(Z + ZR)和 ABA 对稻米外观品质可能没有直接的调控作用。有关稻米外观品质的激素调控机理有待深入研究。

## References

- [1] Davies P J. The plant hormones: their nature, occurrence, and functions. In: Davies P J ed. *Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development*. The Netherlands: Martinus Nijhoff Publishers, 1987. pp 1-11
- [2] Brenner M L, Cheikh N. The role of hormones in photosynthate partitioning and seed filling. In: Davies P J ed. *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1995. pp 649-670
- [3] Kwak K S, Iijima M, Yamauchi A, Kona Y. Changes with aging of endogenous abscisic acid and zeatin riboside in the root system of rice. *Jpn J Crop Sci*, 1996, 65: 686-692
- [4] Yang J, Zhang J, Huang Z, Wang Z, Zhu Q, Liu L. Correlation of cytokinin levels in the endosperm and roots with cell number and cell division activity during endosperm development in rice. *Ann Bot*, 2002, 90: 369-377
- [5] Davies P J. Introduction. In: Davies P J ed. *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1995. pp 1-12
- [6] Schussler J R, Brenner M L, Brun W A. Relationship of endogenous abscisic acid to sucrose level and seed growth rate of soybeans. *Plant Physiol*, 1991, 96: 1308-1313
- [7] Yang J-C (杨建昌), Wang Z-Q (王志琴), Zhu Q-S (朱庆森). Regulation of abscisic acid to the grain filling of *indio-japonica* hybrid rice. *J Jiangsu Agric Coll* (江苏农学院学报), 1995, 16(4): 1-6 (in Chinese with English abstract)
- [8] Kato T, Sakurai N, Kuraishi S. The changes of endogenous abscisic

- acid in developing grains of two rice cultivars with different grain size. *Jpn J Crop Sci*, 1993, 62: 456-461
- [9] Wang Z-Q(王志琴), Yang J-C(杨建昌), Zhu Q-S(朱庆森), Zhang Z-J(张祖建), Lang Y-Z(郎有忠). Reasons for poor grain plumpness in intersubspecific hybrid rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1998, 24: 782-787 (in Chinese with English abstract)
- [10] Mae T, Ohira K. The remobilization of nitrogen related to leaf growth and senescence in rice Plants (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Physiol*, 1981, 22: 1067-1074
- [11] Richards F J. A flexible growth function for empirical use. *J Exp Bot*, 1959, 10: 290-300
- [12] Zhu Q-S(朱庆森), Cao X-Z(曹显祖), Luo Y-Q(骆亦其). Growth analysis in the process of grain filling in rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1988, 14: 182-193 (in Chinese with English abstract)
- [13] He Z-P(何钟佩). Guidance to Experiment on Chemical Control in Crop Plants (农作物化学控制试验指导). Beijing: Agriculture University Press, 1993. pp 60-68 (in Chinese)
- [14] Weiler E W, Jordan P S, Conrad W. Levels of indole-3-acetic acid in intact and decapitated as determined by a specific and highly sensitive solid-phase enzyme immunoassay. *Planta*, 1981, 153: 561-571
- [15] Khush G S. Innovative approaches for improving the yield and grain quality of rice. In: Lu H, Sung J, Ching H K ed. Proceedings of the 3<sup>rd</sup> Asian Crop Science Conference. Taichung, Taiwan, 1998. pp 436-450
- [16] Supervising Department of Quality and Technology of China (国家质量技术监督局). The National Standard of the People's Republic of China (中华人民共和国国家标准). High Quality of Paddy (优质稻谷). GB/T 17891-1999, 1999 (in Chinese)
- [17] Ministry of Agriculture, The People's Republic of China (中华人民共和国农业部). Testing Method of Rice Quality (米质测定方法). NY/T 83-1988 (in Chinese)
- [18] Gabali S A M, Bagga A K, Bhardwaj S N. Hormonal basis of grain growth and development in wheat. *Indian J Plant Physiol*, 1986, 29(4): 387-396
- [19] Morris R D, Blevins D G, Dietrich J T, Durlly R C. Cytokinins in plant pathogenic bacteria and developing cereal grains. *Aust J Plant Physiol*, 1993, 20: 621-637
- [20] Bhardwaj S N, Verma V. Hormonal regulation of assimilates translocation during grain growth in wheat. *Indian J Exp Biol*, 1985, 23: 719-721
- [21] Trewavas A J, Jones H G. An assessment of the role of ABA in plant development. In: Davies W J, Jones H G eds. Abscisic Acid: Physiology and Biochemistry. Oxford: Bioscience Scientific Publishers, 1991. pp 169-188
- [22] Bai X-C(柏新村), Cai Y-P(蔡永萍), Nie F(聂凡). The relation between ABA and grain filling in rice and wheat. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 1989, 3: 40-41 (in Chinese with English abstract)
- [23] Tietz A, Ludwig M, Dingkuhn M, Dorfling K. Effect of abscisic acid on the transport of assimilates in barley. *Planta*, 1981, 152: 557-561
- [24] LeNoble M E, Spollen W G, Sharo R E. Maintenance of shoot growth by endogenous ABA: genetic assessment of the involvement of ethylene suppression. *J Exp Bot*, 2004, 55: 237-245
- [25] Rook F, Corke F, Card R, Munz G, Smith C, Bevan M W. Impaired sucrose-induction mutants reveal the modulation of sugar-induced starch biosynthetic gene expression by abscisic acid signaling. *Plant J*, 2001, 26: 421-433
- [26] Yang J, Zhang J, Wang Z, Xu G, Zhu Q. Activities of key enzymes in sucrose-to-starch conversion in wheat grains subjected to water deficit during grain filling. *Plant Physiol*, 2004, 135: 1621-1629
- [27] Wang F, Sanz A, Brenner M L, Smith A. Sucrose synthase, starch accumulation, and tomato fruit sink strength. *Plant Physiol*, 1993, 101: 321-327
- [28] Yang J, Zhang J, Wang Z, Zhu Q, Wang W. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling. *Plant Physiol*, 2001, 127: 315-323