

## 水稻卷叶性状生理生态效应的研究 · 叶片姿态、群体构成及光分布特征

郎有忠 张祖建 顾兴友 杨建昌 朱庆森\*

(扬州大学江苏省作物栽培生理重点实验室,江苏扬州 225009)

**摘要** 以珍汕97B为遗传背景的两个卷叶近等基因系分别与明恢63所配叶片为半卷及平展的杂交组合为材料,进行栽培密度试验,对其叶片姿态及群体结构进行分析。结果表明,卷叶性状可显著降低叶片的披垂程度,减少叶片投影面积,增加群体上层叶面积的比例,改善群体内部透光状况。并且使群体叶面积系数偏小,卷叶群体成穗数偏少,但通过适当增加种植密度,可使其优势得到体现。

**关键词** 水稻;卷叶;叶片姿态;群体构成;光分布  
中图分类号:S511.01

## Physiological and Ecological Effects of Crimpy Leaf Character in Rice (*Oryza sativa* L.) · Leaf Orientation, Canopy Structure and Light Distribution

LANG Your-Zhong, ZHANG Zr-Jian, GU Xing-You, YANG Jian-Chang, ZHU Qing-Sen\*

(Key Laboratory for Cultivation & Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu, China)

**Abstract** Two combinations, whose male parent was Zhenshan 97B and the female parent was two Near Isogenic Lines (NILs) of the same variety with characters of crimpy leaf and flat leaf respectively, were used to investigate physiological and ecological effects of crimpy leaf character. The results showed that, crimpy leaf character decreased drooping degree and projection area of leaf significantly, thus increased percentage of leaf area in upper leaf layer, and optimized canopy light transmission; on the other hand, crimpy leaf populations had lower panicle number and LAI, however, these disadvantages could be overcome by a relatively higher density.

**Key words** Rice; Crimpy leaf; Leaf orientation; Canopy structure; Light distribution

现代高产水稻品种(组合)特别是杂交水稻,叶源量大<sup>[1]</sup>,单叶面积也大,往往带来叶片披垂、群体透光情况恶化、群体光合量下降等一系列不良趋势<sup>[2~4]</sup>,成为阻碍高产的关键因素之一。在解决如何既增加叶面积又避免叶片披垂的问题上,许多研究者注意到水稻叶片内卷(或称凹、卷、瓦状)这一性状,希望通过叶片适当内卷以减轻披垂<sup>[5]</sup>,目前,这一叶片性状已初步应用于育种实践。然而,叶片内卷在减轻披垂的同时,必然在一定程度上减少叶片受光面积,影响光合效率<sup>[6,7]</sup>。因此,对卷叶性状的利弊进行客观全面的试验研究十分必要,而目前这方面的研究报道不多,且不系统。值得指出的是,以

往这类研究所用的材料往往除卷叶性状不同外,其遗传背景亦不相同,在分析卷叶性状的生理效应时,很难避免其他性状的干扰,使结论缺乏说服力;而另一常用的人工卷叶研究方法,由于很难构成必要的群体,在分析卷叶性状的群体生理效应时显得勉强。

本文采用遗传背景为珍汕97B的卷叶和平展叶近等基因系分别与明恢63配组,以其叶片分别为半卷和平展的杂种F<sub>1</sub>植株为材料,进行卷叶性状的生态生理效应研究,有效避免了人工卷叶试验或采用遗传背景不同品种进行比较等方法存在的重要缺陷,以期对卷叶性状的生理、生态效应及其应用前景作出客观可信的评价。

\*基金项目:国家自然科学基金项目(30370826)。

作者简介:郎有忠(1970-),男,扬州大学农学院讲师。E-mail: Youzhonglang@hotmail.com \*通讯作者(Author for correspondence):朱庆森。

Received(收稿日期):2003-05-07, Accepted(接受日期):2003-08-15.

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

以两个回交 10 代、叶型分别为展叶和卷叶的珍汕 97B 遗传背景的平展叶与卷叶近等基因系为母本,分别与明恢 63 配组,并以其  $F_1$  代即叶片卷曲程

度不同的汕优 63 植株为主要研究材料。由于该卷叶特性以单基因不完全显性方式遗传<sup>[7]</sup>,基因纯合时表现为卷叶,杂合时则表现为半卷(其具体遗传特性见文献[6]),因此,上述两组合除叶型分别为展叶和半卷叶(以下仍简称之为卷叶)外,其余主要性状均为一致(见表 1)。

表 1 两组合叶型及主要植株性状

Table 1 Main traits of plant

叶型组合 NILs	叶长 Leaf length			叶宽 Leaf width			株高 Plant height	穗长 Panicle length	生育期 Life duration	穗粒数 Grains per panicle	叶片 卷曲率 Crimpy rate
	剑叶 Flag leaf	倒 2 叶 2 <sup>nd</sup> leaf	倒 3 叶 3 <sup>rd</sup> leaf	剑叶 Flag leaf	倒 2 叶 2 <sup>nd</sup> leaf	倒 3 叶 3 <sup>rd</sup> leaf					
展叶 Flat leaf	26.4	38.7	44.7	1.94	1.71	1.51	105.6	30.2	138	159.0	1.00 b
卷叶 Crimpy leaf	27.2	38.1	45.1	1.89	1.67	1.48	104.9	30.4	138	157.4	1.36 a

注:差异显著性检验均在  $\alpha=0.05$  水平下进行,下同。

Note: Significance test are all conducted at  $\alpha=0.05$ . The same in following tables.

### 1.2 试验设计

试验于 2001 - 2002 年在扬州大学江苏省作物栽培生理重点实验室试验场田间进行,各叶型组合设低、中、高 3 个密度,依次为 24 穴/ $m^2$ 、36 穴/ $m^2$  和 48 穴/ $m^2$ (各处理下文以展 24、卷 36 的方式表示),随机区组设计,2 次重复。小区面积 6  $m^2$ ,湿润育秧,秧苗 5 叶期移栽。

另设汕优 63 及展叶珍汕 97B 盆栽试验,每品种 3 盆,每盆 1 株,常规栽培,用作人工卷叶试验材料。

### 1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶基角及叶披垂度 于齐穗期及齐穗后 15 d,取 3 穴典型植株,量得茎秆与叶片基部夹角为叶基角;茎秆与叶枕至叶尖连线的夹角为叶披垂角,披垂角减叶基角即为披垂度。

1.3.2 叶片卷曲率 上述样本同时测量卷曲率。卷曲率 = 叶片充分展平时的宽度/未失水状态下叶片的自然宽度。

1.3.3 叶片投影面积比 齐穗期选取叶面积大致相等的各叶型组合单茎各 5 个,保湿直立于白纸上,垂直方向照光,描出并剪下各叶片投影轮廓,用 LF3000A 叶面积仪测定投影面积,测算叶片投影面积比 = 叶片投影面积/实际面积  $\times 100\%$ 。

1.3.4 人工卷叶模拟 齐穗后 10 d,选择汕优 63 及珍汕 97B 剑叶叶片 5 张,用不同直径的细小纸环,套住叶片,形成不同卷叶程度,测量卷曲率及叶片披垂度。

1.3.5 群体茎蘖动态 移栽后 7 d 起至抽穗期,连续 5 穴为一个观察样点,每小区两个样点,每 10 d 一次,计量各群体的总茎蘖数。

1.3.6 各叶层透光率 齐穗期及齐穗后 15 d,大田各小区选择典型区域,自地表向上,每 15 cm 为一层(连同穗顶),以 LFCOR 公司 LF250 杆式辐射仪测定不同叶层光辐射值,各层光辐射与穗顶光辐射比值即为此层透光率。

1.3.7 消光系数 齐穗期及齐穗后 15 d,各小区选择 0.2  $m^2$  典型区域的植株,自地表向上,每 15 cm 为一层,横切(实际操作时由上而下剪切),用 LF3000A 叶面积测定仪测定各层叶片充分展平后总面积,依据门司正三的消光系数方程计算消光系数  $K = -\ln(I/I_0)/LAI$ 。方程中  $I/I_0$  为叶层透光率, $LAI$  为此叶层以上总叶面积指数。

## 2 结果与分析

### 2.1 叶片姿态及其与卷曲度的关系

从表 1、表 2 可以看出,两个叶型组合上 3 叶叶长、叶宽、比叶重及叶基角基本相同,但叶披垂度间存在显著差异,剑叶、倒 2 叶、倒 3 叶同叶位间,卷叶较展叶植株披垂度分别小 10.4°、16.2° 和 19.2°,说明卷叶性状对于减轻叶片的披垂效果显著,且叶片生理年龄越大,减轻披垂的效果越明显。剑叶至倒 3 叶叶片投影面积比,卷叶也显著小于展叶,差异范围为 7~17 个百分点。

表2 两个叶型组合齐穗后15 d叶片姿态  
Table 2 Leaf orientations 15 days after full heading

叶型组合 Combination	剑叶 Flag leaf			倒2叶 2 <sup>nd</sup> leaf from top			倒3叶 3 <sup>rd</sup> leaf from top		
	叶基角 Leaf angle (°)	披垂度 Drooping degree (°)	投影面积比 Projection area percentage (%)	叶基角 Leaf angle (°)	披垂度 Drooping degree (°)	投影面积比 Projection area percentage (%)	叶基角 Leaf angle (°)	披垂度 Drooping degree (°)	投影面积比 Projection area percentage (%)
展叶 Flat leaf	20.2	18.7 a	83.6 a	25.5	27.3 a	89.9 a	32.5	37.6 a	92.5 a
卷叶 Crimpy leaf	21.4	8.3 b	66.2 b	27.2	11.1 b	78.2 b	31.2	18.4 b	85.5 b

为进一步验证叶片卷曲率对披垂状况的影响,进行了珍汕97B和汕优63剑叶的人工卷叶试验。结果表明,在自然平展状态下,两材料剑叶均存在不同程度的披垂,披垂度分别为22°和41°,但随着人为造成的卷曲率的增大,披垂度直线下降,当卷曲率达到1.5左右时,两材料的披垂度便不再下降或下降幅度很小(图1)。说明叶片内卷对改善叶片披垂状况作用明显,且以中度卷叶最为适宜(卷曲度1.5),在此之后卷曲率增大非但不能减轻披垂,反而导致

其叶片受光面积的进一步减小。本文所用卷叶组合叶片自然卷曲率为1.36,披垂度为8°,与卷叶模拟所得适宜卷曲度值较为接近。

2.2 群体茎蘖动态

群体茎蘖数动态变化趋势表明,卷叶性状对群体茎蘖数的增长速率、最高茎蘖数及成穗数均有影响。同等密度条件下,两组合群体于移栽后14 d茎蘖数即产生差异,此后随茎蘖增长差异逐渐增大,至分蘖高峰时差异最大,低密度至高密度3种密度下,展叶群体最高茎蘖数分别较卷叶群体高13.3%、12.1%和19.4%;但成穗率仅为65.16%、59.63%和53.84%,较相同密度的卷叶群体分别低6.9、4.8和6.1个百分点(图2)。

2.3 群体叶面积指数

图3为各密度群体齐穗期叶面积状况。3种密度条件下,展叶群体叶面积指数(LAI)均大于卷叶群体。但随着密度增大,卷叶组合LAI与展叶组合间的差距逐渐缩小,低密度时相差8.7%,中密度时相差4.7%,而高密度时差异已不显著(相差1.0%)。

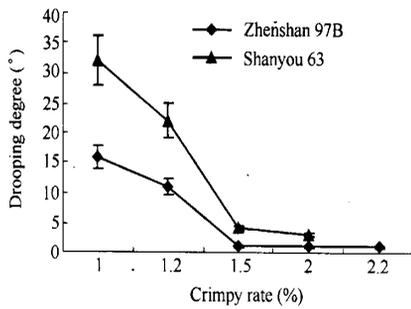


图1 叶片卷曲度对披垂角的影响  
Fig. 1 Effects of crimpy rate on drooping degree of leaf

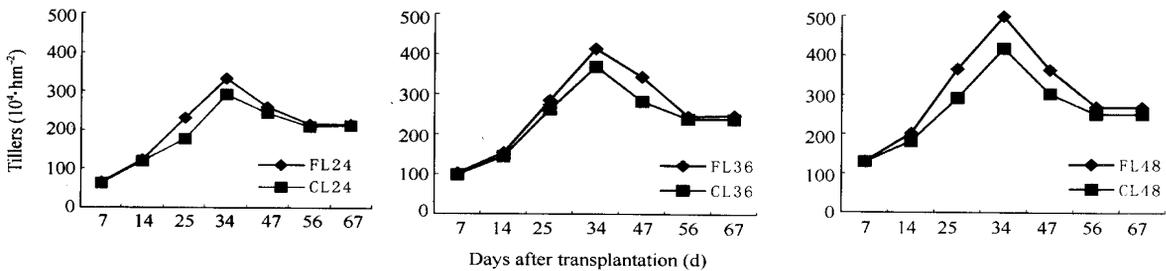


图2 群体茎蘖动态  
Fig. 2 Dynamics of tillers

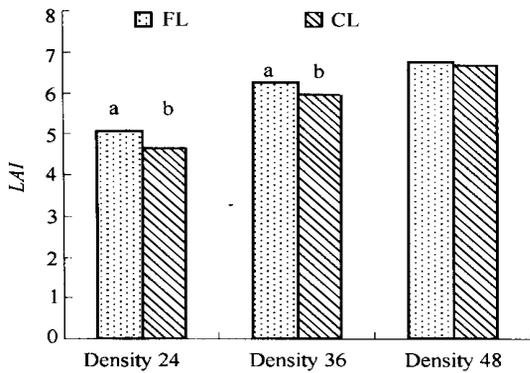


图3 各群体叶面积指数  
Fig.3 LAI of each population

### 2.4 群体叶面积与光辐射的垂直分布及群体消光系数

为明确叶片内卷对冠层叶面积配置的影响,作稻株大田切片,将叶面积分层,计算各层叶面积占总叶面积的比例,结果表明,各密度水平下卷叶组合上层叶层(>81 cm)叶面积比例均高于展叶组合6~7个百分点,群体中层(41~80 cm)至下层(0~40 cm)则展叶组合稍大(图4)。

群体透光率,在各个密度、各个高度叶层,卷叶组合无一例外均高于展叶,地表处的透光率卷叶组合仍高出展叶组合3~8个百分点,表现出良好的群体透光效果。

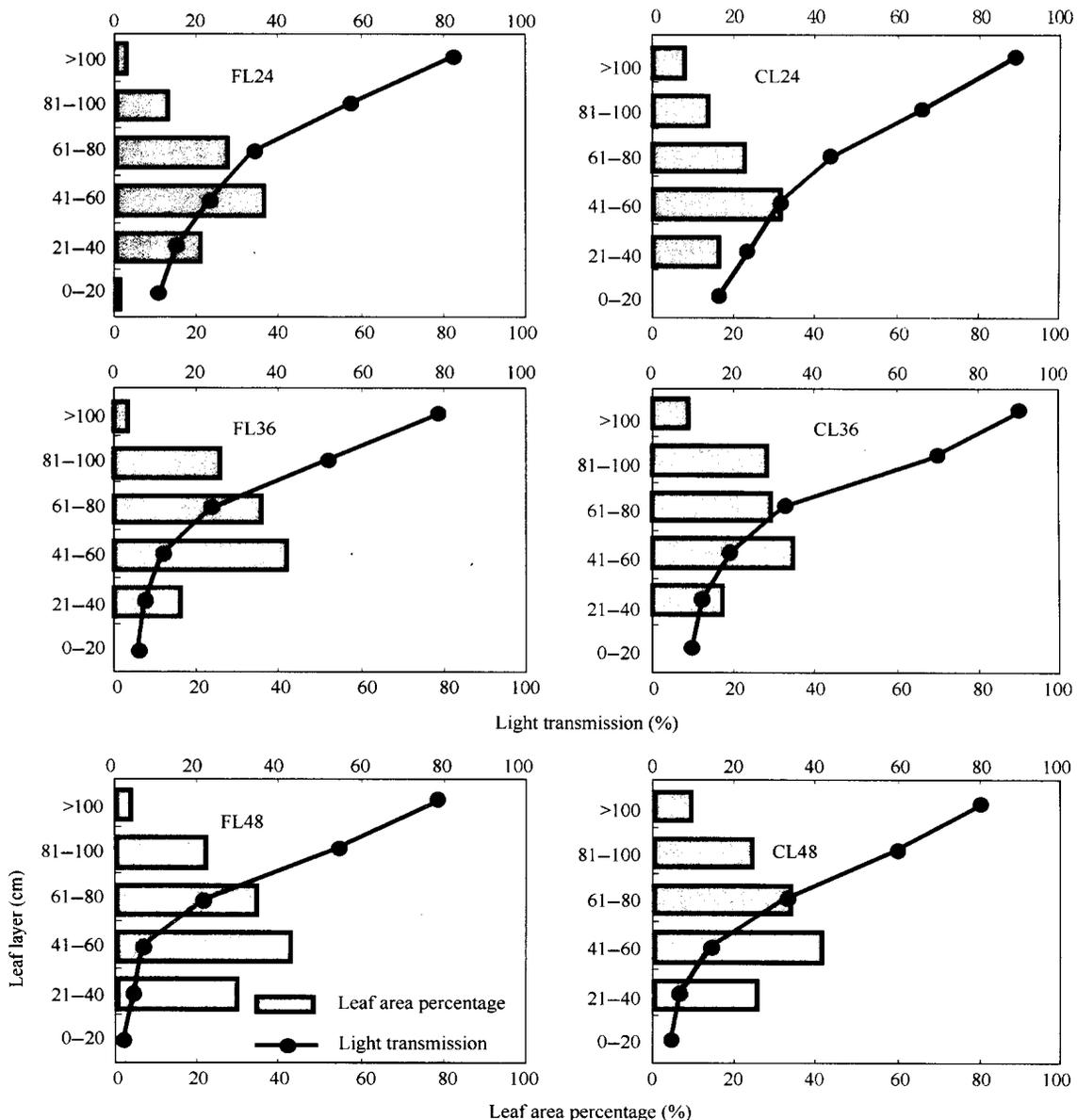


图4 群体叶面积与光辐射的垂直分布  
Fig.4 Distribution of LAI and radiation

卷叶群体良好的透光性能,除由于其稍小的总叶面积指数外,群体结构起着重要作用。为探明叶面积相同时,卷、展叶群体因叶片姿态不同群体透光率的差异,采用门司正三的方程  $K = -\ln(I_F/I_0)/LAI$ ,进一步分析了群体消光系数,即透过单位 LAI 的光辐射量变化。图 5 中直线方程的斜率为群体消

光系数,从图 5 可以看出,3 种密度下展叶的消光系数分别为 0.50、0.49 和 0.55,分别高出同密度的卷叶群体 29.2%、31.3%和 34.1%,说明相同群体叶面积因素下,叶片内卷及由此带来的群体结构的改变,对减少阳光的截留、改善透光率起着重要作用。

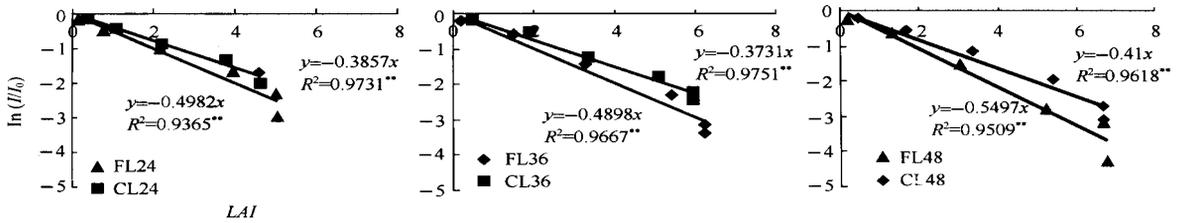


图5 群体消光系数

Fig. 5 Distinction indices of populations

### 3 讨论

由于挺直叶片 (Erect leaf) 具有明显改善上层叶片光合速率,增加中、下层叶片透光率,以及获得较高的叶面积系数以便于贮存大量 N 用于籽粒灌浆等功效<sup>[2-4]</sup>,长期以来一直作为水稻高产株型的重要指标。在使高产水稻品种叶片维持挺直的方案中,卷叶无疑是一种较易获得,且便于改良现有品种(组合)的性状。根据本研究的结果,在卷曲率 1.36 时,卷叶性状即可减轻上 3 叶叶披垂度 10°~19°,减小单叶投影面积比 7%~17%,增加群体基部透光率 3~8 个百分点,以及一定程度上增加上层叶面积比例。因此,仅从改良叶片姿态和群体结构方面看,卷叶性状无疑是较好的。但同时我们也注意到,本文所用的卷曲度 1.36 的卷叶群体在低、中、高 3 种密度条件下,叶面积系数低于非卷叶群体 1%~8.7%,成穗数少 2.3%~6.7%;而在作者采用珍汕 97 背景的卷叶、半卷叶及展叶近等基因系(叶片卷曲率分别为 1.79、1.38 和 1.00)所做的试验中,正常密度时卷叶系较展叶系叶面积系数低近 20%。以上结果暗示了卷叶可能带来群体光合与物质生产效

率偏低等潜在问题。因此,通过卷叶是否能实现其最终高产目标变得尤为重要,需进一步研究。

### References

- [1] Richards R A. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. *Journal of Experimental Botany*, 2000, **51**: 447 - 458
- [2] Erik H Murchie, Yi-zhu Chen, Stella Hubbart, Shaobing Peng, Peter Horton. Interaction between senescence and leaf orientation determine *in situ* patterns of photosynthesis and photoinhibition in field-grown rice. *Plant Physiology*, 1999, **119**: 553 - 563
- [3] Peter Horton. Prospects for crop improvement through the genetic manipulation of photosynthesis: morphological and biochemical aspects of light capture. *Journal of Experiment Botany*, 2000, **51**: 475 - 485
- [4] Thomas R Sinclair, John E Sheehy. Erect leaves and photosynthesis in rice. *Science*, 1999, **283**: 145 - 147
- [5] Yuan L-P(袁隆平). Hybrid rice breeding for super yield. *Hybrid Rice(杂交水稻)*, 1997, **12**(6): 1 - 7
- [6] Gu X-Y(顾兴友), Gu M-H(顾铭洪). Genetic analysis of a rolled leaf character I rice. *Hereditas(遗传)*, 1995, **17**(5): 20 - 23
- [7] Shen F-C(沈福成). Perspective for use of rolled leaf character in rice. *Guizhou Agricultural Science(贵州农业科学)*, 1983, (5): 6 - 8