

水稻卷叶性状生理生态效应的研究 · 光合特性、物质生产与产量形成

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 以两个珍汕 97B 为遗传背景的卷叶近等基因系分别与明恢 63 所配的、叶型为半卷及平展的杂交组合为材料,进行栽培密度试验,对光合特性、物质生产与产量形成进行研究。结果表明,卷叶的单叶正面光合速率稍低于平展叶,而其背面光合速率稍高于平展叶,叶片中后期衰老程度,卷叶显著小于展叶;群体光合速率、群体干物质生产以及产量,均为低密度群体下,卷叶低于展叶组合,而中、高密度下高于展叶组合。

关键词 水稻;卷叶;光合特性;物质生产;产量

中图分类号: S511.01

Physiological and Ecological Effects of Crimpy Leaf Character in Rice (*Oryza sativa* L.) · Photosynthetic Character, Dry Mass Production and Yield Forming

LANG You-Zhong, ZHANG Zu-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 were the same cultivar Zhenshan 97B, and the female parent were two Near Isogenic Lines (NILs) with character of crimpy leaf and flat leaf respectively, were used to investigate photosynthetic character, dry mass production and yield forming. The results showed that the photosynthetic rate in obverse side of crimpy leaf was lower than that of flat leaf, while reversed in reverse side. Degrading rate of leaf chlorophyll content in leaf senescence was lower in crimpy leaf population than that of flat leaf. Canopy photosynthetic rate, dry mass and yield in crimpy leaf population were relatively lower at low density, but higher at high density, as compared with flat leaf population

Key words Rice; Crimpy leaf; Photosynthetic rate; Dry mass production; Yield

水稻卷叶性状所具有的减轻披垂和改善群体结构与透光性能等特点,已为前文及其他研究者证实^[1~4]。然而,卷叶性状应用的最终目的在于提高光合生产与产量,而叶片内卷意味着单叶光合面积的减小,这是否会影响光合特性,影响程度有多大?另外,良好的群体结构与透光性能是否一定导致产量的增加,其必要条件有哪些?只有对其清晰了解,才能将卷叶性状有效应用于水稻的品种改良,但目前尚缺乏对这方面的系统认识。

本文在前文(另文发表)的基础上,利用两叶型不同的汕优 63 组合,进一步分析了光合特性及物质生产与产量形成,旨在为卷叶性状应用于高产育种提供理论依据。

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 背景的卷叶近等基因系,分别与明恢 63 配组,并以其 F₁ 代即叶型分别为半卷(下文仍称卷叶, Crimpy leaf, CL, 卷曲率 1.36)和平展叶(Flat leaf, HL)的汕优 63 植株为本文主要研究材料(具体材料特点见前文及文献[5])。

1.2 试验设计与测定项目

1.2.1 干物质积累与产量形成 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

基金项目:国家自然科学基金资助项目(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。

度,依次为 24 穴/m²、36 穴/m²和 48 穴/m²(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 m²,湿润育秧,秧苗 5 叶期移栽。

干物质积累与分配 齐穗期及成熟期每处理各取两个 5 穴,分茎鞘、叶、穗分别烘干称重,并计算 3 密度水平下出穗前、后的干物质积累量和各群体茎鞘物质输出率(%)=(齐穗期茎鞘干重-成熟期茎鞘干重)/齐穗期茎鞘干重 ×100。

叶片衰老进程 孕穗期,各处理挂牌标记同日抽出且叶长相近的剑叶及相应的倒 3 叶各 30 片,齐穗期、齐穗后 17 d、齐穗后 26 d、33 d,以叶绿素仪(SPAD 仪)测定各标记叶片中部 SPAD 值,分析齐穗后叶绿素含量变化情况。

产量及其构成 成熟期,两区组中各小区实收 4 m² 稻株,计产,分析产量构成情况。

此外,以珍汕 97B 背景的卷叶、展叶近等基因系分别与 6078 配组所得 F₁ 代为材料,进行 24 穴/m²、36 穴/m²和 48 穴/m² 3 个密度条件下产量形成的试验。

1.2.2 单叶光合特性测定 进行盆栽试验,于 5 叶期,选择生长一致的秧苗,栽于内径 25 cm,高 30 cm 塑料盆钵中。齐穗期后 5 d,两叶型组合选择同日抽出且叶长相近的剑叶各 4 片,用 CF301 红外线 CO₂ 分析仪测定自然卷曲状态下整张叶片正面光合速率随光强的变化。以生物灯作光源,通过调光开关调节光合有效辐射于 0~1 000 μmol·s⁻¹·m⁻² 光子通量密度间梯度性变动,每次辐射强度调整后 5 min,进行光合速率测定;采用直径 3 cm、长 40 cm 圆筒状定制的开路玻璃叶室,叶室两端配置冷却风扇,测定时环境温度恒定为 30。光合作用的光响应情况参照陆佩玲^[6]的方法用非直角双曲线方程:

$$y = \frac{ax + b - \sqrt{(ax + b)^2 - 4abcx}}{2c} - d$$

进行拟合,公式中 y 为净光合速率, a 为弱光下光响应的斜率, b 为光饱和点时的光合速率, c 为凸度(convexity), d 为呼吸速率。

以上叶片同时测定光强为 850 μmol·s⁻¹·m⁻² 时自然卷曲状态下叶正面及背面的光合速率。

1.2.3 群体光合特性测定 试验于土培池中进行。各叶型组合设 24 穴/m²、48 穴/m² 两个密度,随机区组设计,2 次重复,小区面积 1 m²。齐穗期及齐穗后 20 d 左右,选择 4~6 d 晴天,上午 11:45~12:00 间(光辐射强度在 1 160~1 180 μmol·s⁻¹·m⁻²

之间),用 60 cm ×60 cm ×110 cm 光合同化箱罩住 40 cm ×40 cm 面积植株,同化箱下部与水层密接形成闭合空间,以 CF301 红外线 CO₂ 分析仪闭路测定同化箱内 CO₂ 浓度 1 min 内的减小量,此后用 LF3000A 叶面积仪测定所测各群体总叶面积(均指叶片展平后面积,下同),分析各处理群体光合速率。

2 结果与分析

2.1 光合特性

2.1.1 叶片正面光合速率-光强响应曲线 相同叶面积、相同抽出时期且自然卷曲度状态下,两叶型组合整张叶片正面光合速率-有效光合辐射曲线拟合结果表明,暗呼吸值,展叶和卷叶分别为 2.38 和 2.84;光补偿点,展叶为 46 μmol·s⁻¹·m⁻²,而卷叶则为 65 μmol·s⁻¹·m⁻²;光饱和点光强,展叶为 501 μmol·s⁻¹·m⁻²,卷叶为 869 μmol·s⁻¹·m⁻²,此光强下的光合速率,展叶为 16.68 μmol·s⁻¹·m⁻²,而卷叶则为 15.60 μmol·s⁻¹·m⁻²。从总体上看,在所测光强范围内,卷叶叶片正面光合速率随光强增加较迟缓上升,相同光强条件下其光合速率均小于展叶叶片,但差异并不大,多数维持在 6% 以下,换句话说,卷叶叶片 1.36 的卷曲率,牺牲了最多 6% 的光合速率。

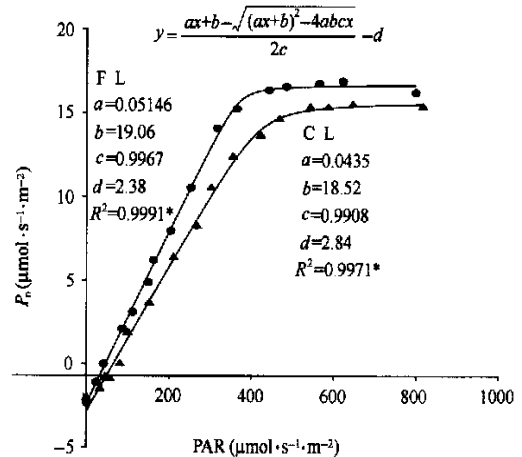


图 1 叶片光合有效辐射-光合速率响应情况
Fig. 1 Relationship between photosynthetic rate and photosynthetic active radiation

2.1.2 叶片正、背面光合速率比较 叶片内卷造成叶片正面受光面积减小的同时,背面受光面积相应增大,其在单叶整体光合速率中的比例必然上升,为此,进行了叶片正、背面光合速率的比较。结果表明,850 μmol·s⁻¹·m⁻² 的饱和光强下,卷叶叶片正面

光合速率虽低于展叶,但其背面光合速率却远高于展叶;无论是展叶,还是卷叶,叶片背面光合速率均低于正面,两叶型叶片背、正面光合速率之比分别为 0.925 和 0.990(图 2),没有出现前人报道的背面光合速率高于正面的现象^[2],可能与品种不同有关。

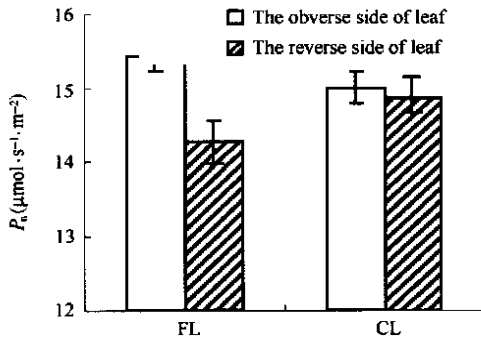


图2 两种叶型叶片正面及背面的光合速率
Fig.2 Photosynthetic rate for each side of leaf

2.1.3 群体光合特性 在单叶光合速率处于明显劣势的情况下,卷叶的群体光合特性,将直接关系到其应用价值。由图 3 可以看出,在叶面积指数小于 5.3 的低密度群体条件下,卷叶组合群体光合速率显著低于展叶群体;但随密度增大,当展叶组合叶面积指数上升至 5.88(卷叶组合相应的 LAI 为 5.62)时,其群体光合速率已被卷叶组合超出;在展叶、卷叶群体 LAI 分别为 6.45 和 6.65 的高密度群体条件下,展叶光合速率则较卷叶还低 11.7%,亦低于中等密度的展叶群体。

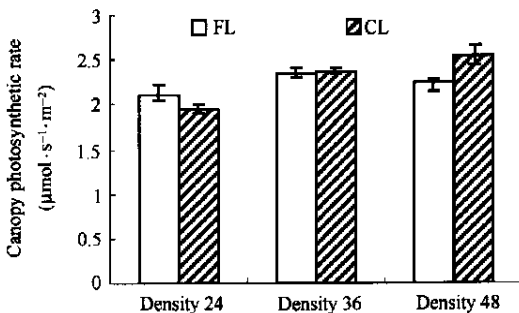


图3 两叶型组合不同群体大小时的群体光合速率
Fig.3 Photosynthetic rate of two combinations at different densities

2.2 叶片衰老进程

两种叶型叶片齐穗后 33 d 叶绿素含量较齐穗期下降的幅度,剑叶差异较小,但倒 3 叶,差异显著,表现在无论是低密度群体,还是高密度群体,展叶叶

绿素的下降幅度均大于卷叶 6~8 个百分点(表 1)。值得一提的是,在个体间竞争很小的盆栽试验中,卷叶、展叶叶绿素下降趋势并无显著差异,可见,在群体特别是高密度群体条件下,卷叶对延缓叶片衰老进程、延长叶片尤其是中下部叶片功能期具有一定的作用。

表 1 不同叶位叶片叶绿素下降情况

处理 Treatment	不同叶位叶绿素下降幅度 Chlorophyll content decreased (%)	
	剑叶 Flag leaf	倒 3 叶 3 rd leaf from top
展 24 HL24	8.02	8.25
卷 24 CL24	6.47	7.51
展 48 HL48	20.33 a	23.55 a
卷 48 CL48	14.64 b	15.10 b

2.3 物质生产与分配

将干物质积累分为齐穗前后两个时期进行分析(表 2),可以看出,总体上,干物质生产随密度加大,呈增大趋势。但齐穗前后,两组合不同密度下干物质生产表现并不相同:(1)齐穗前,展叶组合低密度条件下物质生产量较大,高出同密度卷叶群体近 9%,但在中密度时,即已被卷叶群体超出,而高密度条件下,展叶群体干物质质量还较卷叶群体低 6%;(2)齐穗后干物质生产,则卷叶系均高于同等密度下的展叶群体,在高密度时表现尤为明显;(3)整个生育期(即齐穗前后之和),卷叶群体稍小于展叶群体,中、高密度时,卷叶高于展叶群体,其中,高密度卷叶群体干物质生产量较展叶群体高 6.86%,差异显著。这一结果与群体光合生产随密度变化的趋势较为吻合,两种结果均表明,在较高密度条件下,卷叶叶型具有一定的干物质生产优势。

需要说明的是,虽然干物质生产两叶型群体间存在显著差异,但茎鞘物质输出率,各密度处理在 30%~39%之间稍有不同,组合间无显著差异。

表 2 出穗前后群体干物质生产

处理 Treatment	干物质生产量 Dry mass (10 ³ kg 4m ⁻²)		
	齐穗前 Before full heading	齐穗后 After full heading	全生育期 Life duration
展 24 HL24	9.70 c	5.20 c	14.90 c
卷 24 CL24	9.26 c	5.25 c	14.51 c
展 36 HL36	10.79 b	6.05 a	16.85 b
卷 36 CL36	10.83 b	6.24 a	17.07 b
展 48 HL48	11.17 a	5.97 b	17.13 b
卷 48 CL48	11.87 a	6.44 a	18.31 a

2.4 产量及其构成

从两种叶型汕优 63 的产量及产量构成因素,可以看出:(1)随密度增大,两叶型组合产量变化趋势不同,展叶组合,其最高产量出现在中密度即每公顷 32 万穴的密度水平,进一步增大密度,即造成产量下降;而卷叶组合产量则随密度增大而持续增加,其最高产量出现在本试验高密度水平,此时的产量较展叶组合最高产量还高约 3%;(2)同等密度条件下,低密度时,展叶组合产量高于卷叶组合,但中、高密度,均为卷叶高于展叶;(3)从产量构成因素分析不难看出,中高密度时卷叶组合之所以取得高于展叶组合的产量,在于其单位穗数虽然少,但较高的穗粒数足以抵消穗数的不足且有余。需要说明的是,

各级密度水平下,两叶型组合间千粒重以及结实率均无显著差异(见表 3)。

除不同叶型汕优 63 之外,另一组材料展叶珍珠 97B/6078 和卷叶珍珠 97B/6978 也参与了同样试验设置的产量试验,其结果与汕优 63 稍有不同,具体表现在:(1)卷叶组合在低密度时产量即已接近于展叶组合,中密度时,则超过展叶组合。(2)卷叶除影响单位穗数和每穗粒数外,也影响了结实率,如中密度群体,卷叶组合结实率较展叶组合高 1.7 个百分点,差异显著。由于展 48 群体倒伏,不能进一步验证上述趋势,但从展叶 48 群体倒伏而卷叶同密度群体正常成熟本身,也说明卷叶群体良好的群体结构在提高产量方面具有较大潜力。

表 3 产量及产量构成

Table 3 Yields and their components

组合 Combination	处理 Treatment	单位穗数 Panicles per ha (million $4m^{-2}$)	穗粒数 Grain per panicle	结实率 Filled grain percentage (%)	千粒重 1 000-grain weight (g)	产量 Yield (t $4m^{-2}$)	经济系数 Harvest index
汕优 63 Shanyou 63	展 24 FL24	2.16 c	158.99 a	90.86	28.85	8.99 bc	0.603 a
	卷 24 CL24	2.11 c	157.43 a	91.39	28.95	8.79 c	0.605 a
	展 36 FL36	2.47 b	149.57 a	89.83	28.74	9.54 a	0.566 bc
	卷 36 CL36	2.38 b	154.77 a	90.70	29.21	9.75 a	0.571 b
	展 48 FL48	2.69 a	136.05c	89.79	28.56	9.39 b	0.548 cd
	卷 48 CL48	2.51 b	150.31 b	90.28	28.86	9.82 a	0.536 d
珍珠 97B/6078 Zhenshan 97B/6078	展 24 FL24	2.61 c	160.8 a	88.5 a	27.3	10.16 ab	-
	卷 24 CL24	2.62 c	156.9 a	88.4 a	27.3	9.92 b	-
	展 36 FL36	3.29 a	134.2 bc	87.2 a	27.3	10.54 a	-
	卷 36 CL36	3.09 b	140.5 b	88.9 a	28.0	10.73 a	-
	展 48 FL48	-	-	-	-	-	-
	卷 48 CL48	3.22 a	132.8 c	88.1 a	27.6	10.4 a	-

注:展叶珍珠 97B/6078 的 48 密度处理因倒伏缺值。Note: Population of Zhenshan 97B/6078 at density 48 lodged.

3 讨论

3.1 卷叶最适的卷曲度问题

上世纪 80 年代初,沈福成在对卷叶性状作遗传生理分析时,发现与同等面积的展叶材料相比,当卷曲度中等时,净光合速率稍小于展叶,但卷曲程度进一步加大,则易导致光合速率的大幅度下降^[1];作者采用叶型分别为卷叶、半卷叶以及展叶的珍珠 97 背景的近等基因系进行光合速率测定,亦得到与此相近的结果。卷曲度为 1.38 的半卷叶光合速率较同等条件下展叶的仅低 10.6%,而卷曲度 1.79 的卷叶系则较展叶系低 55%(有关结果另文发表)。可见,由于光合速率的制约,叶片卷曲度不宜过大。而另一方面,披垂度随着卷曲度的下降,几乎呈直线上升趋势,说明卷曲率亦不宜过小,否则不能获得较满意的叶片披垂度。因此,适宜的卷曲率,必须平衡光合

速率与披垂度两方面影响。根据本文结果,当卷曲率增至 1.5 后,其对披垂的减轻效应已达极致,进一步增大卷曲率,只会减小叶片受光面积,所以,在卷曲度的利用上,似应以卷曲率 1.5 以下一个很小的范围为宜。本文所用半卷叶的汕优 63,卷曲率 1.36,光合速率较展叶仅下降 6%,剑叶的披垂度减小 10°,且产量等表现优异,即是一个很好的例证。

3.2 卷叶品种的适宜群体

卷叶作为一种重要性状应用于水稻的高产育种,并不乏成功的先例。20 世纪 60、70 年代国际水稻所的 IR8、IR24 即上部叶片微卷,而韩国的密阳 22、密阳 23 则为上、下部叶片均微卷类型。但此后,直至两优培九等卷叶高产组合(品种)的出现,将卷叶成功应用于品种改良的例证并不多。究其原因,可能通常情况下,卷叶群体较正常展叶群体小、干物质生产量低等,是其不能广泛利用的关键。然而,根

据本文结果,在选择了合适卷曲率品种的基础上,上述不足并非不能克服,在适宜的高密度条件下,卷叶群体干物质生产及产量均可取得优于展叶群体的表现。本文所用材料如按通常展叶汕优 63 的适宜密度 30 万穴/hm² 种植,依据本文产量与密度的关系,卷叶组合无论是群体光合,还是干物质生产,确实均低于展叶组合;但如进一步加大密度使 LAI 增至 5.94 甚至 6.6 左右时,上述指标即逐渐赶上甚至超过展叶组合。因此,卷叶作为重要的性状应用于高产水稻,在一定的条件下是切实可行的。

References

- [1] 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
- [2] Zhu D-F(朱德峰), Lin X-Q(林贤青), Cao W-X(曹卫星). Comparison of leaf photosynthetic characteristics among rice hybrids with different leaf rolling index. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2001, 27(3) :329 - 333
- [3] Li S-G(李仕贵), Ma Y-Q(马玉清), He P(何平), Li H-Y(黎汉云), Chen Y(陈英), Zhou K-D(周开达), Zhu L-H(朱立煌). Genetic analysis and mapping the flag leaf roll in rice. *Journal of Sichuan Agricultural University* (四川农业大学学报), 1998, 16(4) :391 - 393
- [4] Chen Z-X(陈宗祥), Pan X-B(潘学彪), Hu J(胡俊). Relationship between rolled-leaf and ideal plant type of rice. *Jiangsu Agricultural Research* (江苏农业研究), 2001, 22(4) :88 - 91
- [5] Gu X-Y(顾兴友), Gu M-H(顾铭洪). Genetic analysis of a rolled leaf character of rice. *Hereditas* (遗传), 1995, 17(5) :20 - 23
- [6] Lu P-L(陆佩玲), Luo Y(罗毅), Liu J-D(刘建栋), Yu Q(于强). Characteristic parameters of light response curves of photosynthesis of winter wheat in North China. *Quarterly Journal of Applied Meteorology* (应用气象学报), 2000, 11(2) :236 - 241