

南方晚粳杂交稻与常规稻籽粒灌浆及后期叶片光合特性的差异

程旺大^{1,2} 姚海根¹ 张红梅¹

(¹ 嘉兴市农业科学研究院, 浙江 嘉兴 314016; ² 浙江大学 农业与生物技术学院 农学系, 浙江 杭州 310029)

Difference in Grain Filling Properties and Leaf Photosynthetic Characteristics at Late Growth Stage Between japonica Hybrid and Conventional Rice for Late Season in Southern China

CHENG Wang da^{1,2}, YAO Hai gen¹, ZHANG Hong mei¹

(¹ Jiaxing Academy of Agricultural Sciences, Jiaxing 314016, China; ² Department of Agronomy, College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: The grain filling processes of late japonica hybrid and conventional rice cultivars from southern China were analyzed with the Richards growth equation, as well as the leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics at late growth stage. Hybrid rice combination Xiyou 5 showed slightly lower initial grain filling potential, maximum grain filling rate and mean grain filling rate than the conventional rice cultivar Xiushui 110, but longer active grain filling duration, contributing to get heavier grain weight and to cut down the competition for assimilate among grains per panicle. The differences in leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters were not significant between Xiyou 5 and Xiushui 110 at 10 d after flowering. However, Xiyou 5 had significantly higher leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters than Xiushui 110 at 25 d after flowering, except for the unquenchable portion of fluorescence. It is suggested that maintaining higher leaf biomass production capacity at late grain filling stage is a very important physiological mechanism for late japonica hybrid rice, resulting in longer active grain filling duration, and finally a relative better grain filling, heavier grain weight and higher grain yield despite the larger number of spikelets per panicle.

Key words: hybrid rice; conventional rice; japonica rice; grain filling; leaf; photosynthesis characteristic; chlorophyll fluorescence characteristic

摘要: 以南方杂交晚粳秀优 5 号和常规晚粳秀水 110 为材料,应用 Richards 方程对两个品种的籽粒灌浆过程进行拟合,研究了两个水稻品种的灌浆特性,并测定分析了两类品种的后期叶片光合特性。秀优 5 号的起始灌浆势、最大灌浆速率和平均灌浆速率均略低于秀水 110,但活跃灌浆时间明显长于秀水 110,说明杂交晚粳灌浆更为平缓、灌浆期长,有利于获得较高粒重,也有利于缓解其穗型较大引起的籽粒间物质的激烈竞争。齐穗后 10 d,秀优 5 号的光合和叶绿素荧光参数与秀水 110 无显著差异,但齐穗后 25 d,秀优 5 号除初始荧光值的增加幅度未达显著水平外,其他参数均显著高于秀水 110。研究结果表明,南方杂交晚粳在灌浆后期仍保持较高的物质生产能力,是它具有较长籽粒灌浆持续期,大穗与较高粒重相协调,最终实现高产的重要生理基础。

关键词: 杂交水稻; 常规水稻; 粳稻; 灌浆; 叶片; 光合特性; 叶绿素荧光特性

中图分类号: Q945.11; S311; S511.01

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2007)02-0174-05

水稻是人类重要的粮食作物,水稻超高产育种和栽培的研究备受重视^[1-4]。近年来,我国杂交粳稻育种取得了较大进展,尤其是南方(华东、华中)杂交粳稻区近年来推广速度较快,面积逐年扩大,新组合不断出现^[5-6]。然而,目前我国杂交粳稻生产基本还是沿用常规粳稻的栽培方式,限制了其杂种优势的发挥^[3-6]。因此,有必要加强对杂交粳稻生长发育特性及其生理生态机制等方面的研究,建立杂交粳稻配套栽培技术体系,充分发挥其高产潜力。

水稻籽粒灌浆及后期物质生产特性是决定粒重和产量的重要生理性状。前人曾利用 Richards 模型拟合研究水稻籽粒灌浆过程,明确了水稻的不同灌浆类型及其灌浆特性,并提出了灌浆过程的调控

措施^[7-11]。但有关南方杂交粳稻与常规粳稻在籽粒灌浆过程上的差异,尚未见报道。众多研究已表明,杂交水稻具有较高产量潜力主要归因于较高的物质生产量和较高的收获指数,前者主要取决于灌浆期叶片的光合能力,后者则主要归因于较多的每穗颖花数、较高的粒重^[1,4,7]。因此,研究杂交粳稻籽粒灌浆及后期叶片光合特性对于通过调控措施提高粒重和产量具有重要意义。本研究采用浙江省

收稿日期: 2006-08-15; 修改稿收到日期: 2006-11-29。

基金项目: 中国博士后科学基金资助项目(2005037824); 浙江省 0406 工程资助项目(2005C32007); 浙江省嘉兴市科技局重点科研计划资助项目(2005AZ3003, 2006AZ1008)。

第一作者简介: 程旺大(1971-),男,博士,高级农艺师,现为浙江大学博士后。

近年新育成的两个杂交晚粳和常规晚粳新品种,通过对其籽粒灌浆及后期叶片光合特性的比较研究,分析杂交晚粳稻库大、粒重、产量高的生理机制,以期为杂交晚粳稻高产、优质、高效配套栽培技术体系的完善提供理论和实践依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

试验于 2005 年在浙江省嘉兴市农业科学研究院试验农场进行。供试土壤为青紫泥,据土壤基础肥力测定,有机质含量 47.3 g/kg,全氮 2.3 g/kg,碱解氮 162.4 mg/kg,速效磷 16.61 mg/kg,速效钾 135.5 mg/kg,pH 6.45。供试材料:常规晚粳稻对照品种为嘉兴市农业科学研究院选育的秀水 110;杂交晚粳稻为嘉兴市农业科学研究院和浙江勿忘农种业集团合作选育的秀优 5 号。秀优 5 号已于 2006 年 8 月通过国家品种审定(国审稻 2006058),其不育系为秀水 110A,转育自秀水 110,恢复系为 XR69。两个供试材料有部分相同或相近的遗传背景,株型和生育期等接近。试验按随机区组设计,小区面积 8.00 m × 2.85 m,重复 3 次。5 月 25 日播种,6 月 24 日移栽,秧龄 28 d,按各自栽培技术要求播种、移栽。总用肥量相同,N 202.5 kg/hm²,P₂O₅ 31.5 kg/hm²,K₂O 187.5 kg/hm²,N : P₂O₅ : K₂O(质量比)为 1.00 : 0.16 : 0.93,氮肥分基肥 蘖肥 长粗肥 穗肥(质量比)为 40 : 20 : 20 : 20 的比例施用,基肥施用碳酸氢铵(含 N 17.1%),追肥为尿素(含 N 46.6%);磷肥施用过磷酸钙(含 P₂O₅ 14.0%),作基肥用;钾肥为氯化钾(折合 K₂O 62.9%),分基肥和穗肥各 50% 施用。其他管理同当地大田生产。

1.2 分析测定方法

1.2.1 籽粒灌浆特性

于抽穗期各处理选生长基本一致的穗约 300 个,挂牌标记。自齐穗期起,每 4 d 随机取 10 个标记穗,先在 105℃ 下烘 1 h 杀青,随后于 60℃ 下烘 12 h。穗部剔除未受精的空粒和病粒,对籽粒进行取样,混合均匀。样本于 60℃ 烘箱中连续烘 24~48 h 至恒重,测定粒重和茎叶干重。开花后 20 d 前所取稻谷手工脱成糙米,以后所取稻谷用脱糙机脱成糙米,测定糙米重。

应用 Richards 方程按朱庆森等^[8]和顾世梁等^[9]方法对籽粒灌浆过程进行拟合,并依顾世梁等^[6]方法导出有关参数,对籽粒灌浆进行生长分

析。

Richards 方程: $W = A(1 + be^{-kt})^{-m}$, 式中, W 为各期生长量,即糙米粒重(mg); t 为开花后天数(d); A 为生长终值量,即最大糙米粒重(mg); b 为初值参数; k 为生长速率参数; m 为形状参数。

1.2.2 叶片光合特性

于齐穗后第 10 天和第 25 天测定功能叶片叶绿素含量、光合和叶绿素荧光特性。用日本产 SPAD-502 型叶绿素计测定叶绿素含量,以 SPAD 值表示,以最上部 3 片功能叶的上、中、下部 3 个点的平均值作为叶片叶绿素含量,挂牌定株,每次重复测定 9 次,取平均值。选取长势一致的剑叶,用美国 LICOR 公司生产的 LI 6400 便携式光合测定系统,选晴朗无云的上午 9:00~11:00,利用自然光照测定水稻叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i),测定时选取叶片中部,每叶单独测定 3 次,取平均值。采用 FMS2 型便携式荧光仪(英国 Hansatech 公司生产)测定剑叶 PSII 光化学效率,包括初始荧光值(F_0)、最大荧光值(F_m)、可变荧光值(F_v)和最大光化学效率(F_v/F_m)等参数,选取剑叶中部测定,每处理重复 3 次,每重复测定 4 株。

1.2.3 产量性状

成熟期田间考查有效穗数,每小区随机取 10 丛,将穗在自然日光下晒干(含水率约 15%),选取其中 5 丛用于室内考种,测定粒重。每小区实收产量。

1.3 统计分 析

统计分析和方程拟合计算应用唐启义等^[12]研制的 DPS 计算机数据处理系统进行。

2 结果与分 析

2.1 产量及其构成因素

由表 1 可见,杂交晚粳秀优 5 号具有较高的产量潜力,单位面积产量较常规晚粳秀水 110 增加 8.9%,差异达极显著水平。从产量构成因素看,与秀水 110 相比,秀优 5 号虽有效穗数明显减少,但穗型明显增大,每穗总粒数和实粒数均极显著增加;同时,千粒重也有显著提高;两品种的结实率无明显差异。结果表明,秀优 5 号主要是依靠穗大、粒重优势来获得高产。以往的研究已表明,大穗型水稻对籽粒灌浆和物质生产等方面有更高的要求^[1]。

2.2 籽粒灌浆特性

籽粒糙米增重依齐穗后天数的变化(图 1),用

表1 秀优5号与秀水110的主要产量性状

Table 1. Grain yield and its components of hybrid rice Xiyou 5 and conventional rice Xiushui 110.

品种类型 Type	品种 Cultivar	有效穗数 No. of effective panicles /($\times 10^4 \cdot \text{hm}^{-2}$)	每穗总粒数 Total no. of grains per panicle	每穗实粒数 No. of filled grains per panicle	结实率 Seed setting rate/%	千粒重 1000-grain weight/g	产量 Grain yield /($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)
杂交稻 HR	秀优5号 Xiyou 5	222.0 bB	169.8 aA	149.7 aA	88.2 a	26.0 aA	8640.7 aA
常规稻 CR	秀水110 Xiushui 110	321.3 aA	110.2 bB	100.8 bB	91.5 a	24.5 bA	7934.8 bB

同一列中,数据后带相同大小写字母者表示在0.01和0.05水平上差异不显著。

Data followed by the common lowercase and uppercase letters within a column represent no significant difference at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively. HR, Three-line hybrid rice combination; CR, Conventional rice.

表2 秀优5号与秀水110籽粒灌浆过程的Richards方程参数和籽粒灌浆特征参数

Table 2. Parameters of Richards' equation and the grain filling parameters of Xiyou 5 and Xiushui 110.

品种类型 Type	品种 Cultivar	最大糙 米粒重 A/mg	初值 参数 b	生长速 率参数 k	形状 参数 m	拟合度 R ²	起始 灌浆势 GR ₀ /($\text{mg} \cdot \text{d}^{-1}$)	最大灌 浆速率 GR _m /($\text{mg} \cdot \text{d}^{-1}$)	拐点 时间 T _{poi} /d	拐点 粒重 W _{poi} /mg	活跃灌 浆时间 T ₉₉ /d	平均灌 浆速率 V _a /($\text{mg} \cdot \text{d}^{-1}$)
杂交稻 HR	秀优5号 Xiyou 5	19.92	0.2462	0.1938	17.4216	0.9872	0.2873	1.3808	7.51	7.53	31.25	0.6375
常规稻 CR	秀水110 Xiushui 110	17.74	0.0716	0.2205	56.1798	0.9667	0.3015	1.4263	6.31	6.58	27.18	0.6528

A, Maximum brown rice weight; b, Scaling parameter for value at $t=0$; K, Rate constant; m, Constant defining the point of inflection in the sigmoid curve in relation to time; GR₀, Initial grain filling potential; GR_m, Maximum grain filling rate; T_{poi}, The time reaching the inflexion point; W_{poi}, Grain weight at the inflexion point; T₉₉, Active grain-filling duration; V_a, Mean grain filling rate.

Richards 方程拟合的参数估计值、拟合度及籽粒灌浆特征参数见表2。两品种籽粒灌浆特征曲线的拟合度均在0.96以上,说明两品种的籽粒灌浆过程均可用Richards模型描述。从图1可见,杂交晚粳秀优5号和常规晚粳秀水110籽粒灌浆特征曲线线型较为接近,但秀优5号的方程初值参数(b)较大,生长速率参数(k)和形状参数(m)较小。与常规晚粳秀水110相比,杂交晚粳秀优5号的起始灌浆势、最

大灌浆速率和平均灌浆速率均略低于秀水110,但生长曲线的拐点时间和活跃灌浆时间明显长于秀水110,分别较秀水110延长1.20 d和4.07 d。由于其拐点时间延后;拐点粒重也较高。这说明杂交晚粳秀优5号灌浆更为平缓、灌浆期长,有利于获得较高粒重,也有利于缓解其穗型较大引起的籽粒间物质的激烈竞争。

2.3 叶片光合特性

表3结果表明,两类品种的叶绿素含量、光合效率和叶绿素荧光参数均随灌浆进程而明显下降,但下降幅度两品种间存在明显差异。齐穗后10 d,杂交晚粳秀优5号的叶绿素含量、叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间CO₂浓度(C_i)较常规晚粳秀水110略低,但初始荧光值(F₀)、最大荧光值(F_m)、可变荧光值(F_v)和最大光化学效率(F_v/F_m)等参数与常规晚粳秀水110无明显差异。值得注意的是,齐穗后25 d,杂交晚粳秀优5号除初始荧光值的增加幅度未达显著水平外,其他参数均显著高于常规晚粳秀水110。这说明秀优5号的叶片不易早衰,后期仍保持较高活力水平。

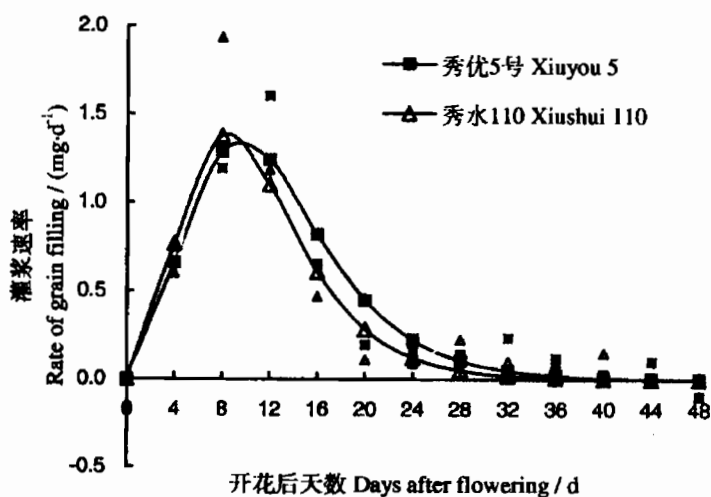


图1 秀优5号与秀水110籽粒灌浆速率曲线(图中散点表示实测值)

Fig. 1. Curves of grain filling for Xiyou 5 and Xiushui 110(The sign-dots indicate the observed values for grain filling rate).

3 讨论

大幅度地扩大产量库容(增加总颖花量)是实现

表 3 秀优 5 号与秀水 110 灌浆期叶片叶绿素含量 (SPAD 值)、光合作用和叶绿素荧光参数

Table 3 Chlorophyll content (SPAD value), photosynthesis parameters and chlorophyll fluorescence parameters of the leaves at the grain filling stage in Xiuyou 5 and Xiushui 110.

参数 Parameter	齐穗后 10 d 10 d after full heading		齐穗后 25 d 25 d after full heading	
	秀优 5 号 Xiuyou 5	秀水 110 Xiushui 110	秀优 5 号 Xiuyou 5	秀水 110 Xiushui 110
	SPAD 值 SPAD value	43.53 a	43.67 a	28.31 a
净光合速率 P_n / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	26.21 a	26.85 a	16.22 a	12.51 b
胞间 CO_2 浓度 G_i / ($\mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$)	241.50 a	242.03 a	134.20 a	123.00 b
气孔导度 G_s / ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.31 a	0.31 a	0.28 a	0.22 b
初始荧光值 F_0	512 a	511 a	453 a	448 a
最大荧光值 F_m	2930 a	2614 a	1289 a	915 b
可变荧光值 F_v	2418 a	2101 a	736 a	467 b
最大光化学效率 F_v/F_m	0.826 a	0.804 a	0.649 a	0.510 b

同一测定时间不同品种间数据后带相同小写字母者表示在 0.05 水平上差异不显著。

The values for two rice cultivars within a row at the same measuring time followed by the same letters are not significantly different at the 0.05 probability level.

P_n , Photosynthetic rate; G_i , Intracellular CO_2 concentration; G_s , Stomatal conductance; F_0 , Unquenchable portion of fluorescence; F_m , Maximal fluorescence; F_v , Variable fluorescence; F_v/F_m , Ratio of variable fluorescence to maximal fluorescence.

水稻超高产的前提。品种改良和超高产的实践表明,水稻产量库容的扩大主要在于每穗粒数的增加,在一定穗数基础上,通过主攻大穗扩大库容,是实现水稻超高产的技术途径^[1-4, 13]。近 20 多年来,浙江省栽培的主要晚粳稻品种从 20 世纪 80 年代初的长穗、着粒较稀、成熟时穗轴弯曲下垂的“散穗型”,逐步被穗长较短、穗部着粒密度较大、穗型直立的“密穗型”替代。目前在浙北、上海和江苏等地广泛种植的品种多属此类,表现为产量潜力较高。密穗型水稻的推广应用及其增产作用也进一步证明了“扩库”在水稻品种改良及增产中的重要作用^[14-15]。研究已表明,大穗型且穗部着粒密度较高的品种要获得较高粒重和产量,对籽粒灌浆和后期同化产物生产有更高的要求^[7, 15-16]。本研究采用的杂交晚粳秀优 5 号和常规晚粳秀水 110 从穗型上分均属于密穗型,与常规晚粳秀水 110 相比,杂交晚粳秀优 5 号虽有效穗数明显减少,但穗型明显增大,每穗总粒数和实粒数均极显著增加,千粒重也有显著提高。因此,有必要研究杂交晚粳稻籽粒灌浆及后期叶片光合特性,这对于通过调控措施进一步提高粒重和产量具有重要意义。

本研究表明,杂交晚粳秀优 5 号的起始灌浆势、最大灌浆速率和平均灌浆速率均略低于常规晚粳秀水 110,但生长曲线的拐点时间和活跃灌浆时间明显长于秀水 110,说明杂交晚粳灌浆更为平缓、灌浆期长,有利于获得较高粒重,也有利于缓解其穗型较大引起的籽粒间物质的激烈竞争。王建林等^[7]在

北方杂交晚粳稻与常规晚粳稻籽粒灌浆特性比较研究中,也得出了类似的结果。这说明,无论南方还是北方杂交晚粳稻,均主要依靠较长的灌浆持续期来实现大穗,提高灌浆质量,从而获得较高粒重。因此,延长籽粒灌浆持续期是杂交晚粳提高籽粒灌浆质量,获得重粒、高产的技术途径。

籽粒灌浆物质的 80% 左右来自抽穗以后的光合同化物^[17],提高抽穗以后叶片的光合特性对灌浆过程及籽粒形成具有重要影响^[4, 7]。Peng 等^[1]在 IRRI 的研究表明,杂交稻的单叶净光合效率在营养生长期和灌浆期并不比常规稻高,并认为主要是因为杂交稻叶片的 N 含量较低,而作为反馈效应,较低的叶片 N 含量往往带来较高的整体 LAI 和物质生产量,从而获得高产。本研究结果表明,抽穗后 10 d 杂交晚粳秀优 5 号的光合和叶绿素荧光参数与常规晚粳秀水 110 无显著差异,甚至较秀水 110 略低,但值得注意的是,抽穗后 25 d,秀优 5 号除初始荧光值的增加幅度未达显著水平外,其他参数均显著高于常规晚粳秀水 110。结果存在差异的原因,可能是由于 Peng 等^[1]的研究材料为杂交籼稻,一些研究已证实杂交晚粳稻和杂交籼稻在生长特性和生理生态特性上存在明显差异^[6];同时, Peng 等^[1]研究没有测定分析灌浆期叶片光合性能的变化情况。本研究的结果表明,在灌浆后期仍保持较高的物质生产能力是南方杂交晚粳稻具有较长籽粒灌浆持续期,协调好大穗与争取较高粒重的关系,从而实现高产的重要生理机制。

参考文献：

- [1] Peng S, Gassman K G, Virmani S S, et al. Yield potential trends of tropical rice since release of IR8 and the challenge of increasing rice yield potential. *Crop Sci*, 1999, 39: 1552-1559.
- [2] Yuan L P. Hybrid rice breeding in China// Virmani S S, Siddiq A, Muralidharan K. *Advances in Hybrid Rice Technology*. Manila, Philippines: International Rice Research Institute, 1998: 27-33.
- [3] 程式华, 曹立勇, 陈深广, 等. 后期功能型超级杂交稻的概念及生物学意义. *中国水稻科学*, 2005, 19(3): 280-284.
- [4] 杨建昌, 杜永, 吴长付, 等. 超高产粳型水稻生长发育特性的研究. *中国农业科学*, 2006, 39(7): 1336-1345.
- [5] 袁勤, 倪林娟, 曹黎明, 等. 杂交粳稻的选育与应用. *上海农业学报*, 2002, 18(1): 25-28.
- [6] 邓华凤, 何强, 舒服, 等. 中国杂交粳稻研究现状与对策. *杂交水稻*, 2006, 21(1): 1-6.
- [7] 王建林, 徐正进, 马殿荣. 北方杂交稻与常规稻籽粒灌浆特性的比较. *中国水稻科学*, 2004, 18(5): 425-430.
- [8] 朱庆森, 曹显祖, 骆亦其. 水稻籽粒灌浆的生长分析. *作物学报*, 1988, 14(3): 182-192.
- [9] 顾世梁, 朱庆森, 杨建昌, 等. 不同水稻材料籽粒灌浆特性的分析. *作物学报*, 2001, 27(1): 7-14.
- [10] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, et al. Remobilization of carbon reserves in response to water deficit during grain filling of rice. *Field Crops Res*, 2001, 71: 47-55.
- [11] 谢光辉, 杨建昌, 王志琴, 等. 水稻籽粒灌浆特性及其与籽粒生理活性的关系. *作物学报*, 2001, 27(5): 557-565.
- [12] 唐启义, 冯明光. *实用统计分析及其 DPS 数据处理系统*. 北京: 科学出版社, 2002.
- [13] Chen W F, Xu Z J, Zhang W Z, et al. Creation of new plant type and breeding rice for super high yield. *Acta Agron Sin*, 2001, 27(5): 665-672.
- [14] 姚海根, 姚坚, 汤美玲, 等. 近 20 年来浙江省晚粳稻和晚糯稻品种推广应用概况及今后育种方向. *浙江农业科学*, 2000(4): 155-159.
- [15] 吴伟, 程旺大, 姚海根. 密穗型水稻的研究现状及展望. *中国农学通报*, 2005, 21(8): 165-167.
- [16] 程旺大, 张国平, 姚海根, 等. 密穗型水稻品种的籽粒灌浆特性研究. *作物学报*, 2003, 29(6): 841-846.
- [17] Venkateswarlu B, Visperas R M. Source sink Relationships in Crop Plants. *International Rice Research Paper Series*, Vol. 125. Manila: IRRI, 1987: 1-19.