

两系杂交稻扬两优 6 号源库特征与结实特性的分析

赵步洪^{1,2} 王 朋¹ 张洪熙² 朱庆森¹ 杨建昌^{1,*}

(¹扬州大学 江苏省作物遗传生理重点实验室, 江苏 扬州 225009; ²江苏省里下河地区农业科学研究所, 江苏 扬州 225007; *通讯联系人)

Analysis on Source-Sink and Grain-Filling Characteristics of Two-Line Hybrid Rice Yangliangyou 6

ZHAO Bu-hong^{1,2}, WANG Peng¹, ZHANG Hong-xi², ZHU Qing-sen¹, YANG Jian-chang^{1,*}

(¹Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; ²Lixiahe Region Agricultural Research Institute of Jiangsu, Yangzhou 225007, China; *Corresponding author)

Abstract: With two-line hybrid rice Yangliangyou 6 and Liangyoupeijiu and three-line hybrid rice Shanyou 63 as materials, the relationships of source, sink and flow with grain filling were studied. The seed-setting rate, grain filling degree and grain yield of Yangliangyou 6 and Shanyou 63 were significantly higher than those of Liangyoupeijiu. The export percentage and transformation percentage of the matter in culms and sheaths of Yangliangyou 6 and Shanyou 63 were significantly higher than those of Liangyoupeijiu. Activities of sucrose synthase, adenosine diphosphoglucose pyrophosphorylase, starch synthase and starch branching enzyme in grains were higher in Yangliangyou 6 and Shanyou 63 than in Liangyoupeijiu, and were very significantly correlated with maximum grain filling rate, mean grain filling rate, grain filling degree and grain weight. The spikelet number, grain yield and total sink load per area of vascular bundle and phloem of Yangliangyou 6 and Shanyou 63 were significantly smaller than those of Liangyoupeijiu, and the greater the load, the lower the seed-setting rate and the poorer the grain filling. The transportation rate per area phloem of Yangliangyou 6 was greater than that of Liangyoupeijiu or Shanyou 63. The results suggested that Yangliangyou 6 possesses strong source, great sink activity and efficient flow, which lay a physiological basis for its high seed-setting rate and good grain filling.

Key words: hybrid rice; source-sink characteristics; grain filling; enzyme activity

摘 要: 以两系杂交稻扬两优 6 号和两优培九及三系杂交稻汕优 63 为材料,研究了源、库、流特征及其与籽粒充实的关系。扬两优 6 号和汕优 63 的结实率、籽粒充实度和产量明显高于两优培九;扬两优 6 号和汕优 63 茎鞘物质输出率和转换率显著高于两优培九;扬两优 6 号和汕优 63 籽粒中蔗糖合成酶、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶、淀粉合成酶和淀粉分支酶的活性显著高于两优培九,且上述各酶的活性与籽粒最大灌浆速率、平均灌浆速率、谷粒充实度和粒重呈极显著的正相关;扬两优 6 号和汕优 63 的单位维管束和韧皮部的颖花负荷、现实产量负荷、总库容负荷显著小于两优培九,且负荷越大的组合结实率就越低,充实度也就越差。扬两优 6 号单位面积韧皮部的物质转运速率显著高于两优培九和汕优 63。表明扬两优 6 号具有源足、库强、流畅的特点,这是它结实率高和籽粒充实度好的生理基础。

关键词: 杂交稻; 源库特征; 籽粒充实; 酶活性

中图分类号: S311; S318; S511.01

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2006)01-0065-08

两系杂交稻表现出物质生产能力强、库容量大等超高产优势,但同时存在着结实率低、空秕率高、充实度差等问题,严重影响其产量优势的发挥^[1-3]。有关两系杂交稻结实率低和籽粒充实度差的原因,一些研究者从物质生产特性、籽粒灌浆特性以及物质运转特性等方面进行了研究,并有不同的研究结论^[4-6]。近年来,江苏省里下河地区农业科学研究所育成了两系杂交籼稻新组合——扬两优 6 号。该组合具有产量高、米质优、抗逆性强等特点。但对该组合的结实特性以及源库特征缺乏研究。本试验从物质运转、库的强度、维管束性状等方面综合分析了扬两优 6 号的源、库、流特征及其与籽粒充实的关系。旨在为两系超级杂交稻选育及其超高产优质栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

所用材料包括两系杂交稻组合两优培九和扬两优 6 号,以及三系杂交稻组合汕优 63。

1.2 栽培概况

试验于 2002 年和 2003 年在扬州大学农学院试验场进行。5 月 5 日~10 日播种,6 月 5 日~10 日移栽。株行距 15 cm × 25 cm,每穴 1 苗,小区面

收稿日期: 2005-04-19; 修改稿收到日期: 2005-06-20。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30270778); 国家科技攻关计划资助项目(2001BA507A-09-01-03; 2004BA520A12-5)。

第一作者简介: 赵步洪(1966-),男,博士,副研究员。

积 3 m × 6 m, 重复 3 次, 随机区组排列。施氮量为 240 kg/hm² (尿素折合成纯氮), 按基肥 分蘖肥 穗肥 (质量比) = 6 : 1 : 3 施用。田间管理按当地高产栽培方式进行。灌浆期间 (8 月 15 日 ~ 10 月 5 日) 各候 (每 5 d) 的平均气温分别为 27.5、27.1、26.6、25.3、24.5、23.6、22.5、22.1、21.2 和 20.7, 适宜水稻灌浆结实。

1.3 测定内容与方法

(1) 维管束数目及面积测定。抽穗期取整齐一致的单穗 20 个, 并在各穗颈节下 0.5 cm 处 (穗颈节间) 取茎秆样, 用 10% 氢氟酸脱硅 25 d, 然后用 FAA 液固定, 番红染色, 石蜡切片, 在显微镜下计大维管束数, 并用黄璜^[4]的方法测定大维管束、韧皮部和木质部面积。

(2) 干物质质量测定。分别于抽穗期和成熟期各小区取 10 穴, 分叶、茎、鞘、穗等部位烘干, 测定干物质质量。并按下式计算: 茎鞘物质输出率 = (抽穗期茎鞘干物质质量 - 成熟期茎鞘干物质质量) / 抽穗期茎鞘干物质质量 × 100%; 茎鞘物质转换率 = (抽穗期茎鞘干物质质量 - 成熟期茎鞘干物质质量) / 穗重 × 100%。

(3) 酶活性测定。抽穗期各小区选择穗型大小基本一致的穗子 200 ~ 250 个, 挂上纸牌, 部分穗标记各颖花开放时间。自开花至成熟期每隔 4 d, 各小区取挂牌单穗 8 ~ 10 个, 摘下强势粒 (穗上第 1、2 天开花的籽粒) 和弱势粒 (穗上第 5、6、7 天开花的籽粒) 并剔除病粒空粒, 部分籽粒在液氮中冷冻 30 s, 然后置于 -70 °C 冰箱中保存, 用于酶活性测定。蔗糖合成酶 (SuSase)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 (AGPase)、淀粉合成酶 (StSase)、淀粉分支酶 (BE) 和酸性转化酶 (AIV) 活性的提取和活性测定按照 Nakamura 等^[5]方法。部分籽粒烘干后称量, 灌浆动态用 Richards 方程进行拟合并计算灌浆速率^[7]。

(4) 考种与计产。各组合每小区于收获前 1 d 取 10 穴, 用以考种。用清水分开实粒和空秕粒, 用

灯光透射法分出空粒和秕粒。籽粒充实度按朱庆森等^[8]方法测定。各小区实收计产。

2 结果与分析

两年的试验结果与趋势基本一致, 因此本文主要就 2003 年的试验结果展开分析。

2.1 产量及其构成

表 1 为 3 个供试组合的产量及籽粒充实状况。从结果看, 扬两优 6 号的产量最高, 为 8.87 t/hm², 显著高于其他 2 个组合, 主要原因是由于每穗粒数多, 结实率高, 籽粒充实度好。两优培九产量最低, 为 7.18 t/hm², 显著低于其他组合, 主要原因是由于结实率低, 籽粒充实度差。

2.2 源库特征与结实特性

根据抽穗期测定的叶面积, 计算各组合的库源比, 同时用不同方式给出几种“粒叶比”值, 列于表 2。结果表明, 用不同方式表示的源库特征, 组合间存在很大差异。单位叶面积承受的产量库和承受的现实产量变异系数较低, 说明这两种表示方法能较真实地反映不同组合的源库关系特征, 其原因是部分消除了粒数和粒重相互制约关系。充实指数 (结实率 × 充实度) 综合反映了源库协调状况, 汕优 63 和扬两优 6 号充实指数较高, 可以认为源库基本协调; 两优培九充实指数较低, 说明源的利用效率较低或源势没有得到充分发挥, 这可能涉及抽穗后物质生产问题, 也可能是后期物质运转率不高的问题。总体而言, 两优培九和扬两优 6 号单位叶面积承受的产量库高于汕优 63 (表 2)。

2.3 物质运转与灌浆特性

各组合在抽穗期的干物质质量差异较小, 未达显著水平 (表 3)。抽穗后干物质积累量两优培九和扬两优 6 号显著高于汕优 63, 成熟期干物质质量表现为扬两优 6 号 > 两优培九 > 汕优 63, 说明两系杂交稻抽穗后光合产物积累优势明显。

茎鞘物质输出率及转换率均表现为汕优 63 >

表 1 产量及其构成因素

Table 1. Grain yield and its components.

组合 Combination	穗数 No. of panicles (× 10 ⁴ · hm ⁻²)	每穗粒数 No. of spikelets per panicle	结实率 Seed setting rate/ %	空粒率 Empty grain rate/ %	秕粒率 Unfilled grain rate/ %	充实度 Degree of grain filling/ %	千粒重 1000-grain weight/ g	产量 Grain yield (t · hm ⁻²)
两优培九 Liangyoupei jiu	200.3 b	206.65 a	71.13 b	10.22 a	18.66 a	87.56 b	24.69 c	7.18 c
扬两优 6 号 Yangliangyou 6	192.5 b	207.34 a	83.46 a	5.95 b	10.59 b	94.20 a	27.01 a	8.87 a
汕优 63 Shanyou 63	216.8 a	177.18 b	84.35 a	5.02 b	10.63 b	96.15 a	25.60 b	8.08 b

同一栏中数据后带不同字母者表示在 0.05 水平上差异显著。下表同。

Data followed by the different letters indicate significance at 0.05 level within a column. The same as in tables below.

表 2 不同杂交稻组合源库关系特征的比较

Table 2. Comparison of source-sink ratio among various hybrid rice combinations.

组合 Combination	颖花数/叶面积 No. of spikelets per 1 cm ² leaf	实粒数/叶面积 No. of grains per 1 cm ² leaf	实产/叶面积 Ratio of grain yield to leaf area / (mg · cm ⁻²)	产量库/叶面积 Ratio of yield sink to leaf area / (mg · cm ⁻²)	充实指数 Filling index / %
两优培九 Liangyoupeijiu	0.81 a	0.62 b	15.54 c	21.04 a	65.73 b
扬两优 6 号 Yangliangyou 6	0.80 a	0.70 a	19.78 a	22.58 a	79.67 a
汕优 63 Shanyou 63	0.68 b	0.61 b	16.31 b	18.19 b	82.62 a
平均 Average	0.74	0.61	16.48	20.78	74.16
变异系数 CV / %	11.14	12.80	8.17	8.92	11.11

表 3 干物质的积累和转运

Table 3. Dry matter accumulation and transformation in different hybrid rice combinations.

组合 Combination	干物质量 Dry matter weight/ (g · m ⁻²)			穗重 Panicle weight / (g · m ⁻²)	茎鞘物质输出率 EPMSS / %	茎鞘物质转化率 TPMSS / %
	抽穗期 Heading	成熟期 Maturity	抽穗后 After heading			
	两优培九 Liangyoupeijiu	1047.46 a	1685.52 a			
扬两优 6 号 Yangliangyou 6	1083.63 a	1765.74 a	682.11 a	939.75 a	42.04 a	32.94 a
汕优 63 Shanyou 63	1057.95 a	1601.96 b	544.01 b	872.62 b	44.15 a	36.12 a

EPMSS, Export percentage of the matter in culm and sheath; TPMSS, Transformation percentage of the matter in culm and sheath.

表 4 籽粒灌浆特征参数

Table 4. Parameters of grain-filling characteristics.

组合 Combination	到达最大灌浆 速率的时间 Time reaching maximum grain-filling rate/ d	最大灌浆速率 Maximum grain- filling rate / (mg · d ⁻¹ grain ⁻¹)	平均灌浆速率 Mean grain- filling rate / (mg · d ⁻¹ grain ⁻¹)	起始灌浆势 Initial growth power (R ₀)	籽粒达到最大粒 重所需时间 Time reaching maximum grain weight/ d
	两优培九 Liangyoupeijiu	13.91 a	1.857 b	0.667 b	0.233 b
扬两优 6 号 Yangliangyou 6	12.67 b	2.022 a	0.828 a	0.301 a	23.41 b
汕优 63 Shanyou 63	11.57 c	2.148 a	0.837 a	0.335 a	20.65 c

扬两优 6 号 > 两优培九。扬两优 6 号的茎鞘物质输出率和转化率与汕优 63 差异不显著,但显著高于两优培九(表 3)。说明在两系杂交稻不同组合间后期物质转运特性存在明显差异,结实率和籽粒充实度高的组合,其物质转运率亦高。

灌浆速率和灌浆期在组合间存在明显差异(表 4)。在 3 个供试组合中,汕优 63 到达最大灌浆速率和达到最大粒重的时间最短,平均灌浆速率也最高;两优培九到达最大灌浆速率和达到最大粒重的时间显著长于扬两优 6 号,平均灌浆速率则显著低于扬两优 6 号。

2.4 维管束特征与籽粒充实

由表 5 可知,扬两优 6 号穗颈大维管束数目及维管束、韧皮部、木质部的单个面积和总面积显著大于两优培九和汕优 63。各维管束特征在两优培九与汕优 63 之间无显著差异(表 5)。

籽粒充实好的组合(汕优 63 和扬两优 6 号),其

单位面积维管束与单位面积韧皮部的颖花负荷量及单位面积韧皮部的实粒重和单位面积韧皮部的总库容量负荷较小,籽粒充实较差的组合(两优培九)则相反(表 6)。单位面积韧皮部的物质转运速率,籽粒充实好的组合大于籽粒充实差的组合(表 6)。说明单位面积韧皮部的转运速率高,有利于籽粒灌浆充实。

2.5 籽粒中淀粉累积

灌浆期籽粒中淀粉含量的变化表现为:强势粒中淀粉含量在花后 4 d 就较高,约为籽粒质量的 38% ~ 40%,至花后 16 d 约为 80%,花后 20 d 约为 82% ~ 85%,此后变化甚小。弱势粒中淀粉含量在灌浆初期很低,花后 4 d 约为籽粒质量的 15% ~ 20%,花后 16 d 约为 40% ~ 60%,至花后 32 d 基本接近强势粒(图 1-A ~ C)。

与淀粉含量变化相反,灌浆前、中期弱势粒中的蔗糖含量明显高于强势粒(图 1-D ~ F)。且籽粒充

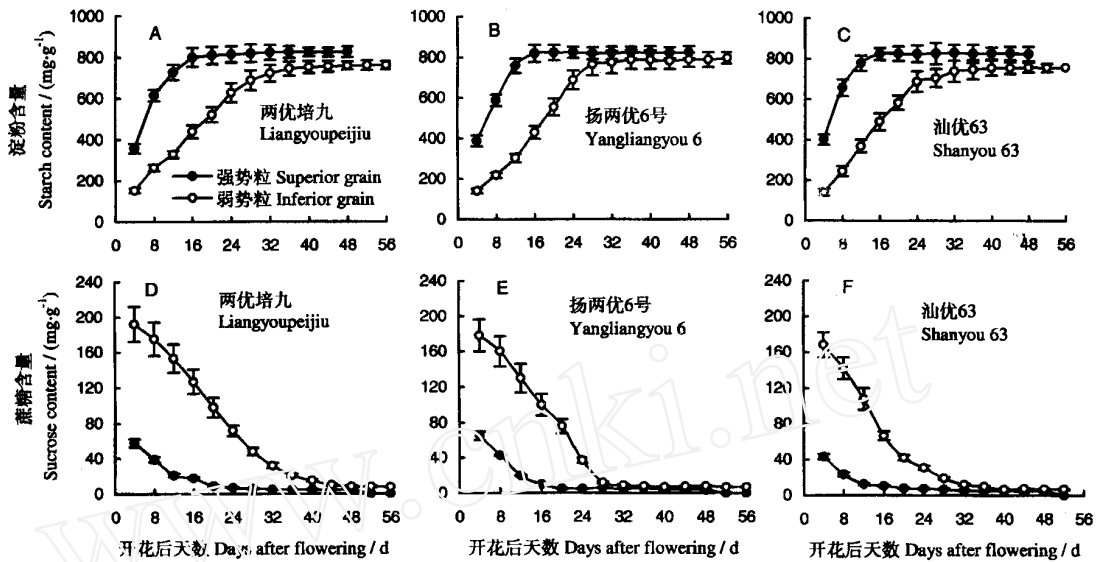


图 1 水稻籽粒中淀粉(A ~ C) 和蔗糖(D ~ F) 含量变化
 Fig. 1. Changes of starch (A - C) and sucrose (D - F) contents in rice grains.
 图中竖线表示标准误 (n = 3).
 Vertical bars represent standard errors (n = 3).

表 5 穗颈节间维管束特征

Table 5. Characteristics of the vascular bundles of peduncle.

组合 Combination	维管束数 No. of vascular bundles	单个面积 Individual area / mm ²			总面积 Total area / (mm ² · culm ⁻¹)		
		维管束 Vascular bundle	韧皮部 Phloem	木质部 Xylem	维管束 Vascular bundle	韧皮部 Phloem	木质部 Xylem
两优培九 Liangyoupei9	23.46 b	0.01150 b	0.00414 c	0.00736 b	0.2697 b	0.0971 b	0.1726 b
扬两优 6 号 Yangliangyou 6	24.71 a	0.01333 a	0.00486 a	0.00847 a	0.3293 a	0.1202 a	0.2091 a
汕优 63 Shanyou 63	22.76 b	0.01222 b	0.00452 b	0.00770 b	0.2782 b	0.1029 b	0.1753 b

表 6 维管束、库容和灌浆速率

Table 6. Vascular bundles, sink capacity and grain filling rate.

组合 Combination	颖花数/维管束 总面积 Ratio of spikelets to total area of vascular bundles / (spikelets · mm ⁻²)	颖花数/韧皮部 总面积 Ratio of spikelets to total area of phloem / (spikelets · mm ⁻²)	实粒重/韧皮部 总面积 Ratio of grain weight to total area of phloem / (g · mm ⁻²)	总库容/韧皮部 总面积 Ratio of sink to total area of phloem / (g · mm ⁻²)	韧皮部 转运速率 Transportation rate through phloem / (g · mm ⁻² · d ⁻¹)
两优培九 Liangyoupei9	765.93 a	2128.96 a	45.07 a	52.55 a	1.215 b
扬两优 6 号 Yangliangyou 6	629.30 b	1724.65 b	42.13 b	46.59 b	1.281 a
汕优 63 Shanyou 63	637.05 b	1721.83 b	40.09 b	44.08 b	1.234 ab

实度愈差的组合,弱势粒中蔗糖含量愈高。表明弱势粒灌浆速率慢,同化物的供应或基质浓度并不是直接的限制因子。

2.6 籽粒中酶活性的变化

强势粒中的蔗糖合成酶 (SuSase) 活性在灌浆前、中期明显高于弱势粒 (图 2-A ~ C)。SuSase 活性达到峰值的时间,强势粒为花后 12 ~ 16 d,弱势粒为花后 20 ~ 24 d。开花 20 d 后,弱势粒中 SuSase

活性显著高于强势粒。籽粒中较高的 SuSase 活性与籽粒中较低的蔗糖含量相对应。强势粒中酸性转化酶 (AIV) 活性,在花后 8 d 达到最大值 (图 2-D ~ F),弱势粒 AIV 活性在花后 12 d 达到最大值。在花后 4 ~ 8 d,强势粒中的 AIV 活性高于弱势粒,开花 12 d 后,弱势粒中的 AIV 活性高于强势粒。在相同粒位内,各组合间 AIV 活性差异较小。

灌浆期籽粒中腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶

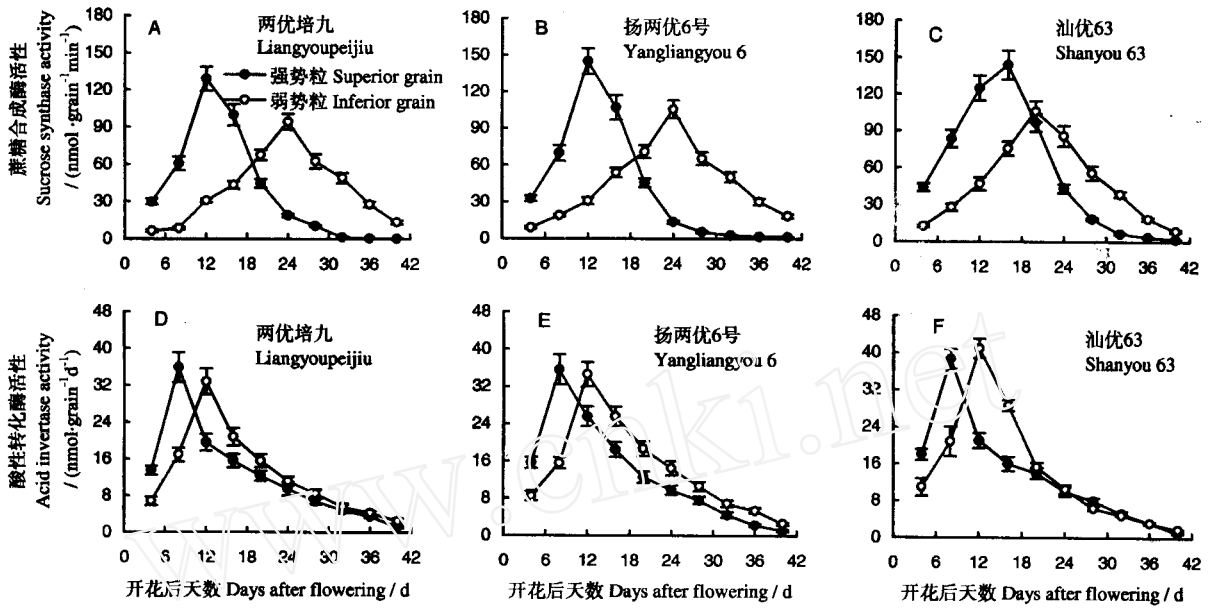


图2 籽粒中蔗糖合成酶(SuSase, A~C)和酸性转化酶(AIV, D~F)活性变化

Fig. 2. Changes in activities of sucrose synthase (SuSase, A - C) and acid invertase (AIV, D - F) in rice grains.

图中竖线表示标准误 (n = 3)。

Vertical bars represent standard errors (n = 3).

(A GPase)、淀粉合成酶(StSase)和淀粉分支酶(BE)活性动态表现为:开始灌浆时酶活性很低,随灌浆进程酶活性提高,达到峰值后迅速下降(图3)。酶活性的大小和峰值出现的时间因粒位、品种及酶的不同而异。强、弱勢粒间相比较,灌浆前期(花后4~12 d),强势粒中3个酶的活性与酶的最大活性高于弱勢粒,峰值出现的时间早于弱勢粒。但在灌浆中、后期(约开花18~24 d后),弱勢粒中酶的活性高于强势粒。一般灌浆速率高和籽粒充实好的品种,灌

浆前期弱勢粒中酶的活性高,峰值也高,3个酶之间比较,A GPase 和StSase活性峰值出现的时间趋于同步,强势粒在花后12 d、弱勢粒在花后20 d达到最大值。BE活性峰值出现的时间较A GPase 和StSase活性峰值出现的时间迟,强势粒在花后16 d、弱勢粒在花后24~28 d出现峰值(图3)。

2.7 籽粒中酶活性与籽粒灌浆速率的相关

表7为所测定的籽粒中各酶活性与最大灌浆速率(G_{max})、平均灌浆速率(G_{mean})、谷粒充实度

表7 籽粒中 SuSase、AIV、APGase、StSase、BE 的最大活性和活跃灌浆期平均活性与最大灌浆速率(G_{max})、平均灌浆速率(G_{mean})、谷粒充实率(GFD)和粒重(GW)的相关性

Table 7. Correlations of the maximum and mean activities of SuSase, AIV, APGase, StSase and BE in the grains with the maximum grain filling rate (G_{max}), mean grain filling rate (G_{mean}), grain-filling degree (GFD), and grain weight (GW).

项目 Item	最大灌浆速率	平均灌浆速率	谷粒充实率	粒重
	G_{max}	G_{mean}	GFD	GW
最大活性/含量 Maximum activity/content				
蔗糖合成酶 SuSase	0.921 **	0.948 **	0.931 **	0.932 **
酸性转化酶 AIV	0.468	0.370	0.259	0.448
腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 A GPase	0.935 **	0.941 **	0.919 **	0.952 **
淀粉合成酶 StSase	0.923 **	0.924 **	0.923 **	0.919 **
淀粉分支酶 BE	0.977 **	0.990 **	0.954 **	0.949 **
平均活性/含量 Mean activity/content				
蔗糖合成酶 SuSase	0.922 **	0.935 **	0.931 **	0.924 **
酸性转化酶 AIV	0.396	0.326	0.312	0.442
腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 A GPase	0.929 **	0.936 **	0.925 **	0.931 **
淀粉合成酶 StSase	0.921 **	0.918 **	0.931 **	0.924 **
淀粉分支酶 BE	0.981 **	0.978 **	0.959 **	0.941 **

**表示在0.01水平上差异显著(n=6)。

** Significance at 0.01 level (n=6).

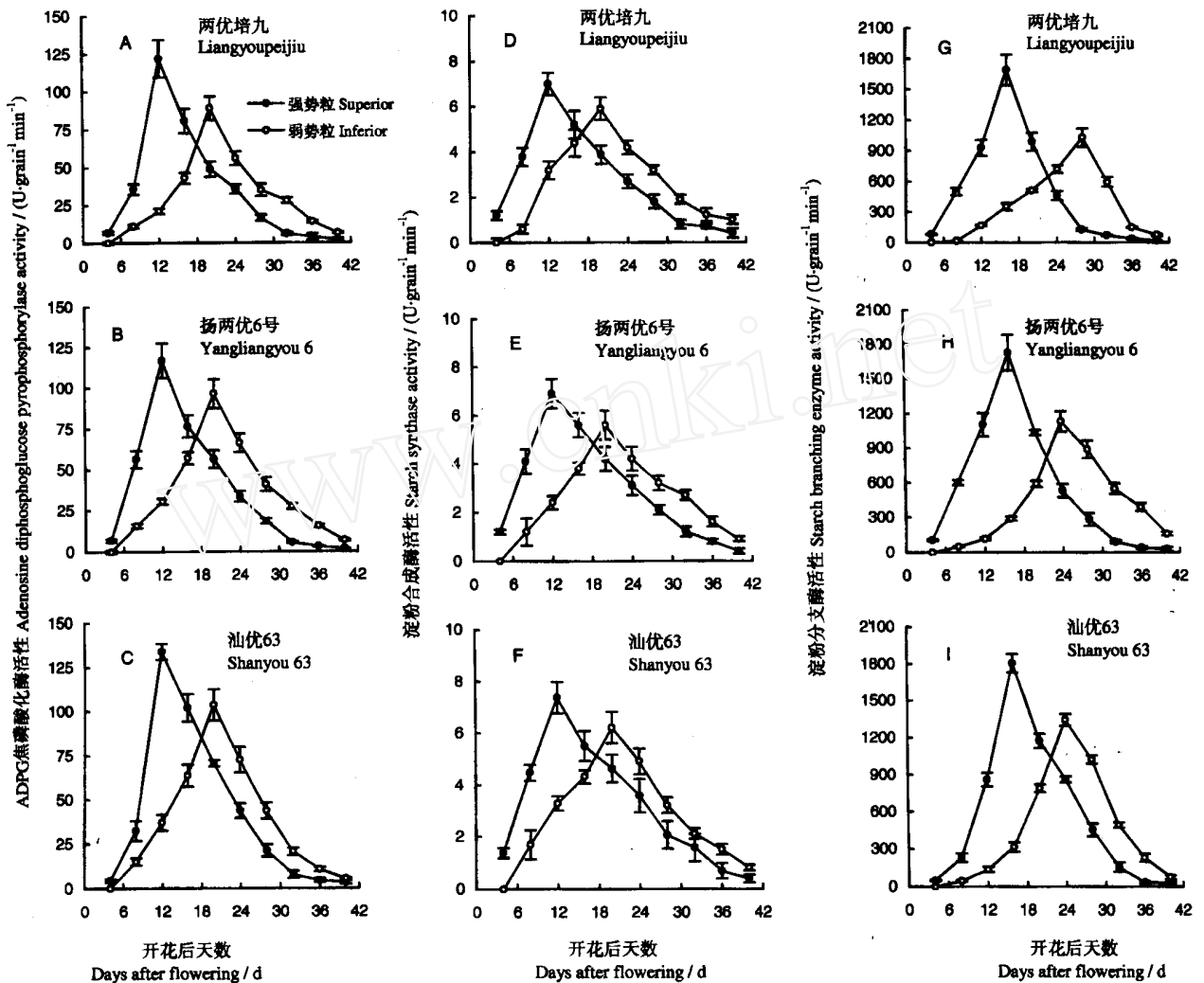


图 3 籽粒中腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 (AGPase, A~C)、淀粉合成酶 (StSase, D~F) 和淀粉分支酶 (BE, G~I) 活性的变化
 Fig. 3. Changes of adenosine diphosphoglucose pyrophosphorylase (AGPase, A - C), starch synthase (StSase, D - F) and starch branching enzyme (BE, G - I) activities in rice grains.

图中竖线表示标准误 ($n = 3$)。

Vertical bars represent standard errors ($n = 3$).

(GFD) 和粒重 (GW) 的相关分析。结果表明, G_{\max} 、 G_{mean} 、GFD 和 GW 与籽粒中 SuSase、AGPase、StSase、BE 的最高活性与活跃灌浆期的平均活性均呈极显著的正相关 ($r = 0.919^{**} \sim 0.981^{**}$, $P < 0.01$), 而与 AIV 活性相关不显著 ($r = 0.259 \sim 0.468$, $P > 0.05$) (表 7)。

3 讨论

戚昌翰等^[9]指出, 水稻高产的主要原因是前期干物质积累多, 且后期运转率高。凌启鸿^[10]则认为, 抽穗期干物质积累与产量呈抛物线关系, 水稻产量的高低主要取决于抽穗至成熟的光合生产能力。严进明等^[11]报道, 重穗型杂交稻抽穗后光合能力强, 但光合产物运转效率差。本研究结果表明, 抽穗前干

物质积累量在两系和三系杂交稻间差异甚小, 抽穗后的干物质积累量两个两系杂交稻组合两优培九和扬两优 6 号显著高于三系杂交稻组合汕优 63, 表明两系杂交稻在生育后期具有物质生产的优势。但两优培九和扬两优 6 号的结实期茎鞘物质的输出率和转换率小于汕优 63。我们曾观察了 28 个两系杂交稻组合和 10 个三系杂交稻组合的物质生产及其运转状况, 结果与本研究结果趋势一致 (资料未列出)。对多个两系和三系杂交稻组合的研究我们还发现, 两系杂交稻抽穗前与抽穗后的干物质积累量与籽粒产量的相关均不显著 ($r = 0.015 \sim 0.234$), 但结实期茎鞘物质输出率和转换率与结实率及充实度存在着极显著的正相关 ($r = 0.814^{**} \sim 0.948^{**}$), 说明干物质生产能力仅是产量形成的基础, 产量并非与干

物质积累同步增加,在较高的生物产量基础上,提高茎鞘物质的输出率和转换率是改善两系杂交稻籽粒充实的关键,是其光合生产优势转变为经济产量优势的重要途径。

杂交水稻,特别是亚种间杂交稻和两系法杂交稻,强、弱勢粒在灌浆速率和籽粒充实度上存在着明显的差异^[1,15]。强、弱勢粒间灌浆的差异以往认为是同化物供应不足所致^[12-15]。但本研究观察到,灌浆前、中期弱勢粒中的蔗糖浓度明显高于强势粒,表明基质浓度并非在两系杂交稻弱勢粒灌浆速率慢、籽粒充实度差的主要限制因子。推测弱勢粒中淀粉的生物合成效率低、累积速度慢可能是其籽粒灌浆慢、充实度差的主要原因。我们发现,灌浆前、中期强势粒中 SuSase、StSase、A GPase、BE 活性明显高于弱勢粒,籽粒充实度好的组合明显高于籽粒充实度差的组合。说明籽粒中 SuSase、StSase、A GPase、BE 活性对其灌浆速率和充实度起着重要调节作用,部分两系杂交稻组合弱勢粒灌浆速率慢、籽粒充实度差与这些酶的活性低有直接的关系。在育种中,注意选择在灌浆期特别是灌浆早期籽粒中 SuSase、StSase、A GPase、BE 活性高的亲本,有可能培育出籽粒充实度好的品种或杂交组合。

在库器官的蔗糖-淀粉代谢途径中,SuSase 和 AIV 均参与蔗糖的降解^[16],其活性的高低直接影响库强,从而左右库的生长速率。本研究结果则表明,水稻灌浆前、中期籽粒中 SuSase 活性明显高于 AIV 活性;灌浆速率、谷粒充实率和粒重与 SuSase 活性显著正相关,而与 AIV 活性相关不显著,表明在水稻籽粒中,SuSase 在催化蔗糖-淀粉反应过程中起主要作用。

灌浆期 A GPase、StSase 和 BE 的最高活性和平均活性与灌浆速率、粒重和谷粒充实率均呈显著或极显著的正相关。这一研究结果证实了“这3个酶是淀粉合成关键酶”的结论^[5]。在 A GPase、StSase 和 BE 这3个酶中,A GPase 被认为是淀粉生物合成的限速酶^[17,18]。但本试验观察到,上述3个酶的活性与灌浆速率、粒重和谷粒充实率的相关,以 BE 的相关值最大。从淀粉合成的反应过程分析,BE 不仅参与形成 α -1,6 糖苷支链合成支链淀粉,而且通过产生新的非还原末端产物作为 α -葡聚糖受体,有利于 A GPase 和 StSase 的催化反应,提高淀粉的生物合成速率^[18]。因此,我们认为,BE 在水稻籽粒的充实过程中起着关键的作用,其重要性可能不亚于 A GPase。

关于穗颈节间输导组织特征与大穗形成的关系,前人已做过详细报道^[4,19-21]。本试验结果表明,穗颈节大维管束数多的组合,其每穗颖花数也多,说明每穗粒数的提高是伴随着穗颈节间输导组织的改进、茎秆的增粗而形成的。已有的研究表明,籽粒充实不良与穗颈维管束颖花负荷量过大有关^[20,22]。本研究表明,单位维管束和韧皮部的颖花负荷、实粒重负荷、总库容负荷越大的组合结实率就越低,充实度也就越差,说明单位韧皮部的库容负荷是反映灌浆物质向籽粒供应强度的重要指标,它能较好地反映籽粒充实状况。从本研究结果可以得到以下两点启示:第一,在水稻品种选育中,应考虑选择维管束数目多且单个维管束韧皮部面积大的类型,选育出穗颈节间维管束发达、籽粒充实良好、单穗重量大的组合,从而克服穗大粒多而“流”不畅的矛盾,扬两优6号便是两系杂交稻育种的一个成功例证。第二,在栽培上,应注重培育壮秧,中期控制无效分蘖,以培育壮秆,促进维管束的增生和发育,后期加强肥水管理以养根保叶,促进籽粒灌浆,以达到穗大粒多、粒重而增产的目的。

本研究表明,充实指数能较综合地反映水稻群体结实期的库源特征。它在某种程度上排除了粒数和粒重之间的相互制约关系,同时包容了结实率和充实度因素,能较真实地反映水稻生育后期库源的协调状况,有较大的实际意义。建议可将充实指数作为分析水稻源库关系的一个指标。

参考文献:

- [1] 杨建昌,朱庆森,王志琴,等. 亚种间杂交稻光合特性及物质积累与转运的研究. 作物学报,1997,23(1): 82-88.
- [2] 洪植蕃,林菲,庄宝华,等. 两系杂交稻栽培生理生态特性. 福建农业科学院学报,1992,21(2): 129-136.
- [3] 梁建生,曹显祖,张海燕,等. 水稻籽粒灌浆期间茎鞘贮藏物质含量变化及其影响因素的研究. 中国水稻科学,1994,8(3): 151-156.
- [4] 黄璜. 水稻穗颈节间组织与颖花数的关系. 作物学报,1988,24(2): 193-200.
- [5] Nakamura Y, Yuki K, Park S Y. Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains. *Plant Cell Physiol*, 1989, 30: 833-839.
- [6] 陈学斌,徐晓洁,朱兆民,等. 两系法杂交稻营养生理特征研究: 两系法杂交稻源库特征及光合产物的流向. 湖南农业科学,1991(1): 7-9.
- [7] Richards F J. A flexible growth function for empirical use. *J Exp Bot*, 1959, 10: 290-300.
- [8] 朱庆森,王志琴,张祖建,等. 水稻籽粒充实度的研究. 江苏农学院学报,1995,16(2): 1-4.

- [9] 戚昌瀚. 水稻杂交组合的库源关系与调节对策简论. 江西农业大学学报, 1993, 15(3): 1-5.
- [10] 凌启鸿. 作物群体质量. 上海: 上海科学技术出版社, 2000: 101-140.
- [11] 严进明, 翟虎渠, 张荣铎, 等. 重穗型杂交稻光合和光合产物运转特性研究. 作物学报, 2001, 27(2): 261-266.
- [12] Venkateswarlu B, Visperas R M. Source-sink relationships in crop plants: a review. International Rice Research Paper Series, No. 125. Manila: IRRI, 1987:1-19.
- [13] 凌启鸿, 杨建昌. 水稻群体“粒叶比”与高产栽培途径的研究. 中国农业科学, 1986(3): 1-7.
- [14] Yang J C, Zhang J H, Huang Z L, et al. Correlation of cytokinin levels in the endosperms and roots with cell number and cell division activity during endosperm development in rice. Ann Bot, 2002, 90: 369-377.
- [15] Yuan L P. Increasing yield potential in rice by exploitation of heterosis // Virmani S S. Hybrid Rice Technology: New Developments and Future Prospects. Manila: IRRI, 1994:1-6.
- [16] Ranwala A P, Miller W B. Sucrose-cleaving enzymes and carbohydrate pools in *Lilium longiflorum* floral organs. Physiol Plant, 1998, 103: 541-550.
- [17] Ishii, R. Message from a crop physiologist to the crop breeders on high yielding of rice under LISA conditions // Lu H, Sung J, Ching H. Proceedings of the 3rd Asian Crop Science Conference. Taichung: Chinese Society of Agronomy, 1998:1-10.
- [18] Nakamura Y, Takeichi T, Kawaguchi K K, et al. Purification of two forms of starch branching enzyme (Q-enzyme) from developing rice endosperm. Physiol Plant, 1992, 84: 329-335.
- [19] 徐正进, 陈温福, 曹洪任, 等. 水稻穗颈维管束与穗部性状关系的研究. 作物学报, 1998, 24(1): 47-54.
- [20] 邓启云, 马国辉. 亚种间杂交水稻维管束性状及其与籽粒充实度关系的初步研究. 湖北农学院学报, 1992, 12(2): 7-11.
- [21] 马均, 周开达. 亚种间重穗型杂交稻穗颈维管束与穗部性状的关系. 西南农业学报, 2001, 14(3): 1-5.
- [22] 徐正进, 陈温福, 张龙步, 等. 水稻穗颈维管束性状的类型间差异及其遗传的研究. 作物学报, 1996, 22(2): 167-172.