

亚种间重穗型杂交稻光合产物的运转特性 及其生理机制

严建民^{1,2}, 翟虎渠¹, 万建民¹, 焦德茂², 张荣铨¹

(¹南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京 210095; ²江苏省农业科学院原子能农业利用研究所, 南京 210014)

摘要: 利用¹⁴C、³²P 同位素示踪技术, 研究了籼粳亚种间重穗型杂交稻 II 优 162、两优培九的光合产物运转特性及其生理机制。结果表明, 两组合在籽粒形成期的各个阶段, 其¹⁴C-光合产物的单株生产总量明显高于汕优 63, 但光合产物运输至穗中的速度皆不如汕优 63 快, 最终分配至穗中的比率也比汕优 63 低, 且¹⁴C-光合产物在这两个组合的茎鞘中有明显的积累和滞留现象发生。随稻穗发育进程, 供试亚种间重穗型杂交稻叶片蔗糖磷酸合成酶活性和根系活力由齐穗期、乳熟期、蜡熟期逐步大幅度下降, 这种蔗糖磷酸合成酶活性和根系活力下降的特性与光合产物运转分配效率较差有一定的内在联系。

关键词: 亚种间重穗型杂交稻; 光合产物运转分配; 蔗糖磷酸合成酶; 根系活力; 同位素示踪技术

Transportation Characteristics of Assimilate and Physiologic Mechanisms in Subspecific Heavy Ear Hybrid Rice (*Oryza sativa* L.)

YAN Jian-min^{1,2}, ZHAI Hu-qu¹, WAN Jian-min¹, JIAO De-mao², ZHANG Rong-xian¹

(¹Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Ministry of Education, China / Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095; ²Institute for Application of Atomic Energy in Agriculture, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014)

Abstract: The transportation characteristics of assimilate and physiologic mechanisms in two subspecific heavy ear hybrid rice combinations, Eryou162 and Liangyoupei9, were studied by using ¹⁴C and ³²P isotope tracer techniques. The results showed that during the different stages in grain filling period, the total amount of photosynthetic product of a plant of the intersubspecific hybrid rice was remarkably more than in Shanyou63, but the speeds of ¹⁴C-assimilate transported to spike were significantly slower. The proportions of ¹⁴C-assimilate distributed to grains were lower in the two combinations than in Shanyou63 and the obvious accumulation and stagnation of ¹⁴C-assimilate in the stems of plant were occurred in the two combinations. Furthermore, the activities of SPS and the activities of root of the combinations decreased sharply and falled step by step from heading stage to milky and dough stage. The decrease of activities of SPS and the decrease of activities of root has relation with the effects on transportation and distribution of assimilate in these intersubspecific hybrid rice combinations.

Key words: Subspecific heavy ear hybrid rice; Transportation and distribution of assimilate; Sucrose phosphate synthetase; Activities of root; Isotope tracer techniques

水稻籽粒产量取决于光合作用的物质生产能力 (源) 穗粒构成状况(库) 光合同化物的运转和分配 (流)。籼粳亚种间杂交稻穗大粒多, 在穗形态上已解决了“库”容的问题。但很多亚种间杂交稻组合存

收稿日期: 2002-09-03

基金项目: 国家“973”光合项目“杂交稻高光效生理育种途径”课题资助(J1998010100)

作者简介: 严建民(1963-), 男, 江苏南通人, 副研究员, 博士, 主要从事作物遗传育种和同位素示踪技术研究。Tel: 13605157010; Fax: 025-4390059; E-mail: yanjianminJAAC@msn.com

在结实率低、籽粒充实度差等不利性状表现出亚种间杂交稻光合物质生产和分配上的特殊性和某种不协调性^[1],阻碍了水稻超高产的形成。由于试验使用的组合材料、试验方法和试验环境条件的不同,在分析造成这种不利性状原因的研究上,有“源限制型”^[2]和“流限制型”^[3]两个截然不同的观点^[4]。源限制型认为结实率低主要是因为光合产物供给不足,单位颖花所得同化产物少,限制了部分颖花的发育^[5];输导组织的运输能力不是限制因素;流限制型认为:在籽粒形成期间,光合产物的量是过剩的,源的限制似不可能,但光合产物的运转效率不高或光合产物在经济产量中所占比例不大^[6],采用喷施茉莉酸甲酯等促进茎鞘物质输出的处理可以改善亚种间杂交稻的结实状况^[7]。

本试验以国内新近育成的亚种间重穗型杂交稻组合 II 优 162 和两优培九为材料,用¹⁴C 和³²P 同位素示踪的技术方法,研究亚种间重穗型杂交稻和汕优 63 在光合产物运输分配上的差异,试图揭示亚种间重穗型杂交稻光合产物运转分配的特性及其生理机制,为水稻超高产育种提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试组合有:亚种间重穗型杂交稻 II 优 162 (II-32A/蜀恢 162)、亚种间重穗型杂交稻两优培九(培矮 64S/9311)和汕优 63(对照)。

1.2 ¹⁴C-同化物的标记和测量

¹⁴CO₂ 标记在封闭式光合玻璃室(3 m×2 m×2 m)中进行。光合玻璃室的顶部和两侧装有玻璃水槽,作流动水容器用,以降低光合室内的温度。供试材料盆钵栽培,每盆每穴选留 3 个主茎,其余蘖茎从土表处除去。盆钵在光合室内随机排列,重复 3 次。在孕穗初期、始穗期、蜡熟期 3 个时期分 3 次进行¹⁴CO₂ 饲喂,¹⁴CO₂ 比活度 5 μCi(1.85×10⁵Bq)·L⁻¹,饲喂时间为上午 9:00~11:00,饲喂后将穗、茎、叶三部分烘干、称重、湿消化后,用乙醇氨吸收,加闪烁液在 Beckman LS 9800 液闪仪上测定样品的放射性活度。用放射性活度(cpm/mg 干重)来表示组合的相对光合速率。

1.3 根系活力的测定

在水稻生育后期,采用土壤注入法进行。以水稻植株基部为圆心在半径 5 cm 的同心圆上均匀布 4 点,用土钻打孔,深度为 15 cm,插入玻璃管,管子下部的末端在洞的底部,将 Na₂H³²PO₄ 溶液通过管

子引入,每孔引入³²P 强度为 1 mCi(3.7×10⁷Bq)堵孔。5 d 后测定地上部分的放射性强度,用根系对³²P 的吸收能力表示根系活力。方法同参考文献[8]。

1.4 蔗糖磷酸合成酶(SPS)的测定

取 5 g 剑叶叶片混合样,加 10 ml 提取液(100 mmol·L⁻¹ Tris-HCl, pH 7.0;10 mmol·L⁻¹ MgCl₂;2 mmol·L⁻¹ EDTA;2% 乙二醇;20 mmol·L⁻¹ 巯基乙醇)冰浴研磨,过滤后离心(4 500 r/min)30 min,进行硫酸铵分部沉淀,收集 35%~60% 饱和沉淀物,用磷酸缓冲液透析,离心,取上清液作为酶的粗提液。在 0.15 ml 反应混合液(内含 50 mmol·L⁻¹ Tris-HCl, pH 7.0;10 mmol·L⁻¹ MgCl₂;10 mmol·L⁻¹ F₆P;3 mmol·L⁻¹ UDPG)中加 0.2 ml 酶粗提液,37℃水浴中反应 10 min,反应完毕后加 0.05 ml 2 mol·L⁻¹ NaOH,沸水煮 10 min,冷却后加 0.7 ml (30%) HCl 及 0.2 ml 间苯二酚(0.1%),摇匀,放入 80℃水浴 10 min,流水冷却后在 480 nm 处比色测定蔗糖含量。SPS 酶活性用单位时间内每 mg 蛋白质生成 nmol 蔗糖表示(参见 Huber^[3]的方法)。

2 结果与分析

2.1 亚种间重穗型杂交稻灌浆期¹⁴C-同化物的动态跟踪

本试验在盆栽条件下,对始穗期标记的¹⁴C-同化物进行动态跟踪分析,分别于始穗期(标记当日)、始穗期后 5 d、始穗期后 10 d 和成熟期 4 个时期,研究¹⁴C-同化物在供试组合植株各部位的分布变化。其结果(表 1)表明,该同化物茎、穗、叶等 3 个部分的分配在这 4 个时期发生明显的变化,最终大部分¹⁴C-同化物都转移至穗中,穗中¹⁴C-同化物的量约占整个植株的 89%~95%,茎为 3%~7%,叶为 2%~5%。但供试组合间的这种动态变化有显著的差异,亚种间供试组合中两优培九在始穗期形成的同化产物最终分配到穗中的绝对量要显著高于汕优 63,两优培九在成熟时,穗中¹⁴C-同化物的量为 71.24×10⁴ cpm;II 优 162 和汕优 63 相近,而汕优 63 只有 56.68×10⁴ cpm。但同化物分配到穗中的比例则汕优 63 为最高,达到 95.18%,其次分别为 II 优 162(91.07%)、两优培九(89.77%)。汕优 63 在标记后第 5 天就有 72.89% 的同化产物转移至穗中,而 II 优 162 和两优培九仅有 59.79% 和 68.22%。这说明亚种间重穗型杂交稻的同化产物运转至穗中的速度不如汕优 63 快,运转至穗中的最终比率也比汕优 63 差。

表 1 杂交稻组合始穗期¹⁴C-同化物在植株各部位的分配Table 1 Distribution of ¹⁴C-assimilate at initial stage of panicle emerging in different organs of hybrid rice combinations

组合 Combinations	部位 Organs	始穗期(标记当日) Labelling day		始穗期(标记)后第 5 天 5th day after labelling		始穗期(标记)后第 10 天 10th day after labelling		成熟期(标记)后第 35 天 35th day after labelling	
		同化物总活度 Radioactivity ($\times 10^4$ cpm)	占单株 Rate (%)	同化物总活度 Radioactivity ($\times 10^4$ cpm)	占单株 Rate (%)	同化物总活度 Radioactivity ($\times 10^4$ cpm)	占单株 Rate (%)	同化物总活度 Radioactivity ($\times 10^4$ cpm)	占单株 Rate (%)
Ⅱ优 162	穗 Spike	10.15 ± 1.25	14.70	40.45 ± 3.22	59.79	49.41 ± 54.3	76.47	56.42 ± 5.61	91.07
Eryou162	茎 Stem	16.89 ± 1.45	24.46	20.77 ± 1.21	30.70	11.06 ± 1.57	17.12	3.90 ± 0.62	6.30
	叶 Leaf	42.01 ± 3.18	60.84	6.43 ± 0.54	9.51	4.14 ± 0.46	6.41	1.63 ± 0.16	2.63
两优培九	穗 Spike	8.82 ± 0.40	9.97	58.69 ± 2.88	68.22	63.67 ± 4.03	76.45	71.24 ± 3.67	89.77
Liangyoupeijiu	茎 Stem	10.15 ± 1.14	11.47	20.29 ± 2.06	23.58	15.24 ± 1.41	18.30	4.32 ± 0.68	5.44
	叶 Leaf	69.50 ± 3.49	78.56	7.05 ± 0.95	8.20	4.37 ± 1.09	5.25	3.80 ± 0.29	4.79
汕优 63	穗 Spike	9.76 ± 1.05	14.49	47.49 ± 2.80	72.89	53.40 ± 5.54	83.13	56.68 ± 9.50	95.18
Shanyou63	茎 Stem	12.09 ± 1.99	17.96	13.12 ± 2.10	20.14	7.37 ± 0.57	11.47	1.72 ± 0.06	2.89
	叶 Leaf	45.48 ± 3.29	67.55	4.54 ± 0.45	6.97	3.47 ± 0.18	5.40	1.15 ± 0.13	1.93

从表 1 还可以看出,在孕穗期间,汕优 63 茎中同化物积累较少,而亚种间重穗型杂交稻的同化物在茎中有明显的累积增加的现象,如两优培九在始穗期标记当天茎中同化物为 11.47%,5 d 后增至 23.58%,10 d 后为 18.30%,直至成熟时,仍有 5.44%的同化产物滞留在茎中。这说明在穗成熟的中、后期,亚种间重穗型杂交稻的茎鞘有较强的同化产物贮藏和积累的能力,这种贮藏和积累的能力减

缓了灌浆的速度和籽粒的快速形成,对超高产的实现造成了一定的障碍。

2.2 亚种间重穗型杂交稻不同生育期光合产物的运转和分配

从水稻的生殖生长开始分别在孕穗初期、始穗期、蜡熟期等时期进行¹⁴C-标记,研究¹⁴C-同化物的运转和分配情况,结果见表 2。

表 2 杂交稻组合不同时期光合产物在植株各部位的分配百分数(%)

Table 2 Percentage of ¹⁴C-assimilate distribution in various organs of hybrid rice combinations in different stages

组合 Combinations	测定日期 Test time	孕穗初期 Initial stage of booting			始穗期 Initial stage of spike emerging			蜡熟期 Dough stage		
		穗 Spike	茎 Stem	叶 Leaf	穗 Spike	茎 Stem	叶 Leaf	穗 Spike	茎 Stem	叶 Leaf
Ⅱ优 162	标记首日	18.9	29.9	51.2	13.4	21.1	65.5	26.3	18.9	54.8
Eryou162	The first day									
	标记后第 10 天	34.4	43.0	22.6	45.8	35.3	18.9	55.2	29.3	15.2
	The 10th day									
	成熟时	45.3	40.0	14.7	75.5	18.7	5.8	86.6	10.7	2.7
	Maturing day									
两优培九	标记首日	19.8	31.7	48.5	16.1	25.6	58.3	27.1	22.7	50.2
Liangyoupeijiu	The first day									
	标记后第 10 天	34.9	40.3	24.8	41.8	38.4	19.8	52.8	30.9	16.3
	The 10th day									
	成熟时	47.7	38.7	13.6	71.9	20.5	7.6	85.6	9.8	4.6
	Maturing day									
汕优 63	标记首日	15.6	25.5	58.9	16.2	23.4	60.4	32.9	16.5	50.6
Shanyou63	The first day									
	标记后第 10 天	35.4	45.8	18.8	65.5	19.3	15.2	68.5	20.3	11.2
	The 10th day									
	成熟时	68.2	24.3	7.5	88.6	7.8	3.6	94.5	3.4	2.1
	Maturing day									

孕穗初期供试组合的¹⁴C-同化物,在穗、茎、叶部位的分布趋势基本一致,标记首日 3 组合¹⁴C-同化物叶中的分配比例为 51%~59%,茎为 25%~

32% 穗为 15%~20%。标记后第 10 天叶为 18%~25%,茎为 40%~46%,穗为 35%左右,3 组合中穗、茎、叶中¹⁴C-同化物的分配比例差异不大,但到

了成熟期这种分配比例出现较大的差异,汕优 63 穗中¹⁴C-同化物的分配量达到 68.2%,且茎中仅有 24.3%,而亚种间重穗型杂交稻穗中¹⁴C-同化物的量仅达到 45%~48%,茎中贮藏的量较高,达到 38%~40%。说明亚种间重穗型杂交稻孕穗初期的光合产物运转至穗中的比例不如汕优 63 大,且在茎中有一定的存留。

随着水稻发育时期的进程,各组合在始穗期和蜡熟期合成的¹⁴C-同化物运转至穗中的比例逐渐增加,II 优 162、两优培九、汕优 63 在始穗期合成的¹⁴C-同化物转移至穗中的比例分别达到 75.5%、71.9%和 88.6%,蜡熟期则分别达到 86.6%、85.6%和 94.5%。说明越到水稻生育后期,其合成的光合产物转运至穗中的比例越高,但这种运转率因组合而异,汕优 63 的运转率明显高于 II 优 162 和两优培九。

从同化物的运转速度来看,始穗期标记后第 10 天,汕优 63 已有 65.5%的¹⁴C-同化物到达穗部,而 II 优 162 和两优培九仅有 45.8%和 41.8%,蜡熟期标记第 10 天后,汕优 63 有 68.5%的¹⁴C-同化物到达穗部,而另两个组合仅有 55.2%和 52.8%。这说明,汕优 63 比 II 优 162 和两优培九有较快的同化物运转至穗中的速率。

从茎中¹⁴C-同化物的贮藏量来看,II 优 162 和两优培九较多,两组合在孕穗初期为 40.0%和 38.7%,始穗期为 18.7%和 20.5%,蜡熟期为

10.7%和 9.8%,而汕优 63 在这 3 个时期分别仅有 24.3%、7.8%和 3.4%。这说明,II 优 162 和两优培九¹⁴C-同化物在茎中的贮藏量较汕优 63 多。

2.3 亚种间重穗型杂交稻光合产物运转效率组合间差异的生理机制

已有¹⁴C 研究表明,光合产物的运输主要是通过韧皮部以质子(H⁺)与蔗糖跨质膜共运输形式进行^[8]。蔗糖是植物体内光合产物运输的主要物质。蔗糖磷酸合成酶(SPS)是催化合成蔗糖的关键酶,它在光合产物运输上起着重要的作用^[3,9]。

本试验在杂交稻的籽粒形成期对各供试组合剑叶蔗糖磷酸合成酶活性进行了测定。结果(表 3)显示:各组合蔗糖磷酸合成酶的活性随稻穗发育进程由齐穗期、乳熟期至蜡熟期而下降。但下降的幅度因组合而异,汕优 63 下降的幅度较小,乳熟期和蜡熟期分别为齐穗期的 83.8%和 70.4%,而 II 优 162 下降的幅度较大,其 SPS 活性在乳熟期为齐穗期的 77.7%,在蜡熟期仅有 47.4%;两优培九在乳熟期为齐穗期的 86.1%,比汕优 63 下降的幅度略小,到蜡熟期则为齐穗期的 60.6%,比汕优 63 多下降了近 10%。且尽管在齐穗期亚种间重穗型杂交稻的蔗糖磷酸合成酶的活性比汕优 63 高,但到蜡熟期,II 优 162 和两优培九的蔗糖磷酸合成酶的活性的绝对值却比汕优 63 低,分别是汕优 63 的 75.8%和 86.9%。说明愈到籽粒形成后期,II 优 162 和两优培九的蔗糖磷酸合成酶活性愈低,下降的幅度愈大。

表 3 杂交稻组合籽粒形成期剑叶蔗糖磷酸合成酶活性的变化

Table 3 Activities of sucrose phosphate synthetase (nmol Suc·mg⁻¹ protein·min⁻¹) in flag leaf of hybrid rice combinations during grain maturity

组合 Combinations	齐穗期 Heading stage		乳熟期 Milky stage		蜡熟期 Dough stage	
	SPS 活性	百分数	SPS 活性	百分数	SPS 活性	百分数
	Activity of SPS	Percent(%)	Activity of SPS	Percent(%)	Activity of SPS	Percent(%)
II 优 162 Eryou162	30.16±0.35	100	23.42±0.28	77.7	14.31±0.26	47.4
两优培九 Liangyoupeijiu	28.46±0.53	100	24.50±0.46	86.1	16.39±0.86	60.6
汕优 63 Shanyou63	26.78±0.69	100	22.43±0.55	83.8	18.86±0.49	70.4

供试组合根系活力的测定结果(图)显示:亚种间重穗型杂交稻的根系活力随稻穗发育进程急剧下降,乳熟期亚种间重穗型杂交稻组合 II 优 162、两优培九根系吸收³²P 的总量分别是齐穗期的 46.6%和 57.7%,蜡熟期则分别为 18.9%和 18.0%,而汕优 63 下降的幅度较平缓,乳熟期和蜡熟期分别为齐穗

期的 73.2%和 41.3%。根系活力下降,对水稻地上部分功能的实现,包括光合产物的运转必然会产生较大的影响。从根系活力与蔗糖磷酸合成酶活性变化比较来看,亚种间重穗型杂交稻的根系活力下降的幅度比同期剑叶蔗糖磷酸合成酶活性下降的幅度要大得多,说明根系活力衰减要较地上部器官功能

的衰减早。因此,在分析亚种间杂交稻光合产物运输效率低的原因时,除地上部分的因素外,根系的早衰性也是一个重要的影响因子,值得进一步深入研究。

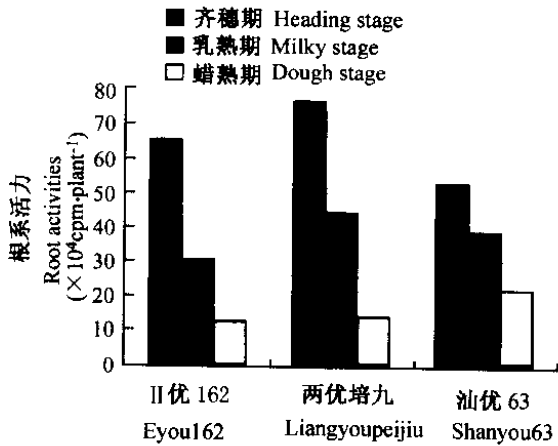


图 杂交稻组合籽粒形成期根系活力的变化

Fig. Changes of root activities during grain filling period in hybrid rice combinations

3 讨论

籼粳亚种间杂交稻具有强大的生物学优势^[10]。近年来,围绕着水稻超高产的育种目标,已选育出不少亚种间重穗型杂交稻组合,这些组合在一定面积的示范种植中已表现出超高产的生产潜力^[11,12]。与汕优 63 相比较,这类亚种间重穗型杂交稻组合无论是单位叶面积的光合速率,还是单株光合产物的生成总量皆有显著的提高,显示出较强的光合物质生产能力^[6,10]。从笔者始穗期标记的¹⁴C-光合产物的分析结果也可以看出,两优培九的单株光合产物生成总量明显高于汕优 63,达到汕优 63 的 1.3 倍。因此,从限制籽粒产量潜力发挥的“源”、“库”、“流”三方面的因素来看,“源”和“库”对亚种间重穗型杂交稻组合产量的限制似不可能。这和朱庆森等人的研究结果一致^[13]。

光合产物运转和分配的效率是影响籽粒生长和经济产量的关键因素之一^[15,16],在水稻籽粒形成期间,光合产物快速地向籽粒运转,可以避免水稻生育后期寒流逆境的影响和“二次灌浆”现象的出现。因此,要充分发挥亚种间重穗型杂交稻组合的产量潜力,实现超高产的育种目标,需要着力提高其光合产物的运转和分配的效率。本研究揭示,与汕优 63 相比较,亚种间重穗型杂交稻 II 优 162、两优培九的¹⁴C-光合产物运转至穗中的速率和在穗中的分配比

例较低,这可能是制约这类亚种间重穗型杂交稻高产潜力充分发挥的关键性因素之一。

水稻光合产物的运转和分配主要受蔗糖磷酸合成酶^[3]和植物激素的调控,在籽粒的发育过程中,生长素(IAA)、赤霉素(GA)、细胞分裂素(CK)可调节籽粒的正向发育^[7,14]。这些激素特别是细胞分裂素主要在根的尖端合成和存在,再通过木质部向地上部输送。因此,水稻蔗糖磷酸合成酶活性和根系活力对光合产物的运输和籽粒的发育起较大的调控作用。本研究结果显示,亚种间重穗型杂交稻 II 优 162、两优培九的蔗糖磷酸合成酶和根系活力在籽粒形成期间随稻穗发育进程有较大幅度的下降。这种蔗糖磷酸合成酶和根系活力的下降必然引起光合产物运转载体蔗糖和光合产物运输主要调节物质内源性激素含量的减少而导致光合产物运转分配能力的降低。因此,深入探讨亚种间重穗型杂交稻蔗糖磷酸合成酶及根系活力与光合产物运转分配能力的内在联系和生理机制,并在亚种间重穗型杂交稻超高产育种中有目的选择或引进高活性表达的蔗糖磷酸合成酶基因及高根系活力基因,这对亚种间重穗型杂交稻产量潜力的发挥和水稻超高产育种有着重要的意义,值得进一步深入研究。

References

- [1] 陶爱林,周文华. 籼粳亚种间杂交稻研究现状与展望. 中国水稻科学, 1997, 11(2):107-112.
Tao A L, Zhou W H. Current status and prospects of research on intersubspecific (Indica-Japonica) hybrid rice. *Chinese Journal of Rice Science*, 1997, 11(2):107-112. (in Chinese)
- [2] Biswas A K, Choudhuuri M A. Mechanism of monocarpic senescence in rice. *Plant Physiology*, 1980, 65:340-345.
- [3] Huber S C. Role of sucrose phosphate synthetase in partition of carbon in levels. *Plant Physiology*, 1983, 71:818-821.
- [4] 曹显祖,朱庆森. 水稻品种的源库特征及其类型划分研究. 作物学报, 1987, 13(4):266-272.
Cao X Z, Zhu Q S. Study on characteristics of the relationship between source and sink in rice varieties and their classification. *Acta Agronomica Sinica*, 1987, 13(4):266-272. (in Chinese)
- [5] 邓仲箴,周鹏,陈翠莲. 籼粳亚种杂交组合的结实率与光合产物供给水平及转运效率间的关系. 华中农业大学学报, 1993, 12(4):333-338.
Deng Z C, Zhou P, Chen C L. Relationship between seed setting ratio and photosynthetic capacity and transport of substances in the Indica-Japonica intersubspecific hybrid rice. *Journal of HuaZhong Agricultural University*, 1993, 12(4):333-338. (in Chinese)
- [6] 严建民,翟虎渠,张荣铨,焦德茂,陈炳松,张红生. 重穗型杂

- 种稻光合和光合产物运转特性研究. 作物学报, 2001, 27 (2): 261 - 266.
- Yan J M, Zhai H Q, Zhang R X, Jiao D M, Chen B S, Zhang H S. Studies on characteristics of photosynthesis and assimilate's transportation in heavy ear hybrid rice (*Oryza. Sativa* L.). *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27 (2): 261 - 266. (in Chinese)
- [7] Meyer A, Miersch C, Buttner C. Occurrence of the plant growth regulator jasmonic acid in plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1984, (3): 1 - 8.
- [8] 温贤芳. 中国核农学. 河南科学技术出版社, 1999: 329 - 378.
Wen X F. *China Nuclear Agricultural Sciences*. Henan Scientific and Technological Publishing House, 1999: 329 - 378. (in Chinese)
- [9] Ngugen Ouoc, Foyer B, Yells C H, Tchobo S N. Overexpression of sucrose phosphate synthetase increases sucrose unloading in transformed tomato fruit. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50: 785 - 791.
- [10] 张祖建, 杨建昌, 周春和, 郎有忠, 顾世梁, 曹显祖, 朱庆森. 籼粳亚种间杂交稻物质生产优势及其分配状况的研究. 江苏农业研究, 1999, 20 (1): 6 - 11.
Zhang Z J, Yang J C, Zhou C H, Lang Y Z, Gu S L, Cao X Z, Zhu Q S. Characteristics of matter production of intersubspecific hybrid rice combinations. *Jiangsu Agricultural Research*, 1999, 20 (1): 6 - 11. (in Chinese)
- [11] 汪旭东, 周开达. 亚种间重穗型超高产杂交稻 II 优 162. 中国农业科学, 1999, 32 (4): 110.
Wang X D, Zhou K D. A new heavy-panicle and super-high-yielding intersubspecific hybrid rice II You 162. *Scientia Agricultura Sinica*, 1999, 32 (4): 110. (in Chinese)
- [12] 吕川根, 邹江石. 两系法亚种间杂交稻两优培九的选育与应用. 杂交水稻, 2000, 15 (2): 4 - 5.
Lü C G, Zou J S. Breeding and utilization of two-line intersubspecific hybrid rice Liangyoupei jiu. *Hybrid Rice*, 2000, 15 (2): 4 - 5. (in Chinese)
- [13] 朱庆森, 张祖建, 杨建昌, 曹显祖, 郎有忠, 王增春. 亚种间杂交稻产量源库特征. 中国农业科学, 1997, 30 (3): 52 - 59.
Zhu Q S, Zhang Z J, Yang J C, Cao X Z, Lang Y Z, Wang Z C. Source-sink characteristics related to the yield in intersubspecific hybrid rice. *Scientia Agricultura Sinica*, 1997, 30 (3): 52 - 59. (in Chinese)
- [14] Biswad A K, Mondml S K. Regulations by kinetic abscisic acid of correlation senesced in relation to grain maturation source-sink relationship and yield of rice. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1986, 4: 239 - 245.

(责任编辑 孙雷心)