

疏花对大穗型粳稻弱勢籽粒灌浆充实及物质运转的影响

冀保毅^{1,2}

(1. 信阳农林学院, 河南 信阳 464000; 2. 豫南植物有害生物绿色防控院士工作站, 河南 信阳 464000)

摘要:为了充分挖掘高产水稻品种的产量潜力,以大穗型粳稻品种新稻 25 和郑稻 18 为材料进行盆栽试验,在齐穗期进行疏花处理,分析花后 10、20、30 d 疏花处理对弱勢籽粒粒重、结实率和顶一、二叶、茎、鞘中可溶性糖及淀粉含量的影响。结果表明:疏花处理后两品种的弱勢籽粒粒重及结实率均得到显著提高,可能是通过提高弱勢籽粒中蔗糖含量,蔗糖作为信号物质,进而调节蔗糖-淀粉代谢关键酶基因及其活性来实现的,但弱勢籽粒粒重仍不同程度地低于对照强势籽粒,说明同化物供应不是限制弱勢籽粒灌浆充实的唯一原因。在疏花处理后,新稻 25 和郑稻 18 的叶、茎、鞘中可溶性糖及淀粉含量基本上都高于对照,可能是由于疏花处理后库容减少,光合产物需求降低,进而导致叶、茎、鞘中积累的同化物增加所致。

关键词:水稻;疏花;弱勢籽粒;可溶性糖;淀粉

中图分类号:S511 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-2767(2015)11-0017-06 DOI:10.11942/j.issn1002-2767.2015.11.0017

水稻是我国重要的粮食作物之一,中国有 65% 以上的人以大米为主食,提高水稻产量、改善稻米品质对保障国家粮食安全具有重要意义。大量的研究结果和生产实践均证明,穗下部弱勢籽粒充实度差、结实率低而不稳定已成为现代水稻品种产量潜力进一步提高的关键限制因素,而且弱勢籽粒充实差、粒重低还严重影响了稻米品质^[1-2]。有关水稻弱勢籽粒灌浆充实差的原因前人已经做了大量的研究工作,主要集中在源库关系^[3-8]以及籽粒的库容活性(包括内源激素平衡、蔗糖-淀粉代谢灌浆酶活性或基因表达量等)^[9-14]方面。在源库关系研究中,减源疏库(或剪叶疏花)是最常用的手段^[3-8]。疏花后弱勢籽粒灌浆增重速度明显加快,平均粒重明显提高,稻米外观品质明显改善^[3-7],表明源(即光合同化物供应)是弱勢籽粒灌浆充实差的限制因素之一。但这些研究疏花处理的方式存在较大差异,弱勢籽粒的产量潜力究竟有多大仍是个值得研究的问题。

Yang 等研究表明穗上愈是迟开花的弱勢颖花,灌浆初期籽粒中蔗糖的浓度就愈高^[15-16],灌浆初期弱勢籽粒同化物基质浓度不是限制其灌浆充实的主要因素,但大多数研究结果均认为在灌

浆初期弱勢籽粒蔗糖含量低于强势籽粒^[8,12]。水稻籽粒的灌浆过程决定了最终的粒重和充实状况,其灌浆物质主要来源于抽穗后的光合同化物和抽穗前积累于茎鞘中的临时性贮存碳水化合物^[17]。因此,本研究通过留下三枝颖花处理进一步探讨弱勢籽粒灌浆充实差的原因,明确水稻弱勢籽粒灌浆充实与同化物供应之间的关系,对于充分挖掘现有高产水稻品种的产量潜力,实现高产、优质、高效生产具有十分重要的科学和实践意义。

1 材料与方法

1.1 材料

选用大穗型粳稻品种新稻 25 和郑稻 18 为材料。

1.2 方法

1.2.1 试验设计 试验于 2013 年在河南省荥阳市王村镇黄河滩区试验田进行,5 月上旬播种育苗,6 月中旬移栽。采用桶栽试验,每桶装土 20 kg,每桶 3 穴,单本移栽,每个品种 30 桶。在齐穗期,对同天抽穗开花的单茎进行挂牌标记,以剪去整个穗中上部所有枝梗仅余基部 3 个分枝为疏花处理(T1),不疏花的正常植株为对照(CK)。在处理 10、20、30 d 取样,处理与对照各取 10 个单茎,分穗子、顶一叶、茎、鞘及顶二叶、茎、鞘,105℃杀青 30 min,80℃烘干至衡重。

1.2.2 测定项目及方法 ①强、弱勢粒灌浆动

收稿日期:2015-09-24

基金项目:河南省科技攻关资助项目(132102110049)

作者简介:冀保毅(1979-),男,河南省邓州市人,博士,讲师,从事作物栽培研究。E-mail:lufei10101010@126.com。

态。对照烘干穗分强势籽粒[上三枝一次枝梗上着生的籽粒(顶部第2粒除外)]和弱势籽粒[下三枝二次枝梗上着生的籽粒(顶粒除外)],处理仅弱势粒,称取重量,计算强、弱势籽粒单粒重^[18]。

②可溶性糖和淀粉含量的测定。可溶性糖和淀粉含量的测定采用蒽酮比色法^[19]。

数据采用 Excel2003 及 DPS 进行分析处理。

2 结果与分析

2.1 疏花处理对弱势籽粒粒重及结实率的影响

疏花处理使新稻 25 和郑稻 18 的弱势籽粒粒重(T1)都得到极显著的提高,与对照中势籽粒粒重(CKm)相当,但均低于对照强势籽粒粒重(CKs)(见图 1)。

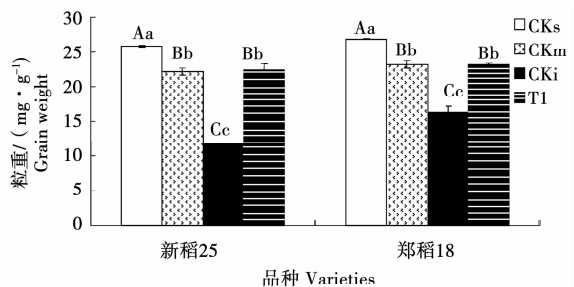


图 1 疏花处理成熟期弱势粒粒重变化

Fig. 1 Effect of spikelet-removing on the grain weight of inferior spikelets at mature period

在疏花处理后弱势籽粒粒重持续增加,在花后 20 d 粒重已达到对照弱势籽粒在花后 30 d 的重量,而对照在花后 20~30 d 粒重才出现明显增加,说明疏花处理后,同化物供应相对增加,使弱势籽粒灌浆启动时间提早,灌浆速率加快,且疏花处理后新稻 25 和郑稻 18 弱势籽粒粒重在花后 10、20 和 30 d 低于对照强势籽粒粒重,其差异达到极显著水平(见图 2)。

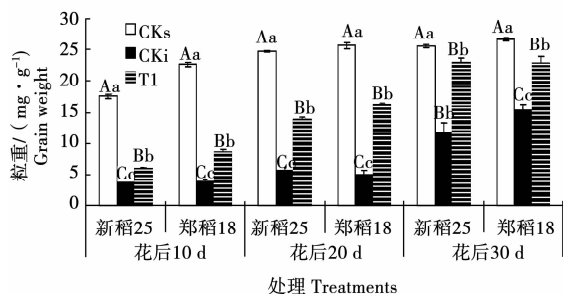


图 2 疏花处理后弱势粒粒重变化

Fig. 2 Effect of spikelet-removing on the grain weight of inferior spikelets

疏花处理后,两品种的弱势籽粒结实率都极

显著高于对照(见图 3),与其粒重变化相同;新稻 25 成熟期结实率提高了 3.2%,郑稻 18 则提高了 3.8%;新稻 25 对照及疏花处理后的弱势籽粒结实率均高于郑稻 18,但疏花处理对弱势籽粒结实率提高程度在两品种间并没有差异。

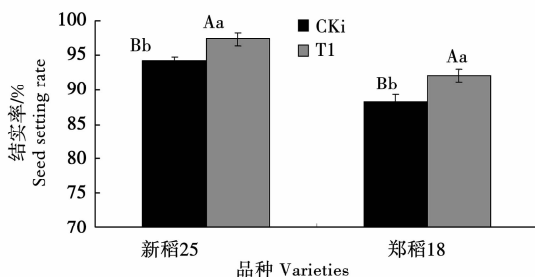


图 3 疏花处理后弱势粒成熟期结实率变化

Fig. 3 Effect of spikelet-removing on the seed setting rate of inferior spikelets at mature period

2.2 疏花处理后不同叶位叶、茎、鞘中可溶性糖含量变化

2.2.1 疏花处理后顶一叶、茎、鞘中可溶性糖含量的变化 疏花处理后,新稻 25 除花后 30 d 的顶一叶可溶性糖含量明显降低外,其它部位可溶性糖含量在前中后期与对照相比有所增加或变化不大(见图 4);郑稻 18 的顶一叶、茎、鞘中可溶性糖含量在处理均高于对照相应部位的含量(见图 5)。新稻 25 在疏花处理后整个时期顶一叶、茎中的可溶性糖含量呈现先增加后下降的趋势,而顶一鞘则与之相反,这可能由于后期叶片出现早衰,或者后期可溶性糖转运至鞘中;郑稻 18 在处理顶一叶、茎、鞘的可溶性糖含量大致呈增加趋势,且在中后期无明显变化,而其对照除顶一叶外呈现先下降后增加的趋势,说明疏花处理后由于库容的减少,同化物无法正常运出而造成在叶、茎、鞘中的积累。在后期籽粒灌浆基本结束时,新稻 25 可溶性糖主要存在于在鞘中,郑稻 18 则在叶、茎、鞘中均有,其叶中含量较高。

2.2.2 疏花处理后顶二叶、茎、鞘中可溶性糖含量变化 疏花处理后,新稻 25、郑稻 18 在前中后期顶二叶、茎、鞘中的可溶性糖含量总体上高于对照(见图 6、图 7)。郑稻 18 在疏花处理后可溶性糖含量一直保持较高水平,尤其在花后 20 d 明显高于对照,且处理后郑稻 18 可溶性糖含量的增加幅度要高于新稻 25。在对照中,新稻 25 顶二叶、茎、鞘的可溶性糖含量持续下降,郑稻 18 则呈现先下降后上升的趋势,与顶一叶、茎、鞘趋势基本相同,可见新稻 25 在后期灌浆基本完成时可溶性糖含量下降较快,而郑稻 18 则在后期又形成积累。

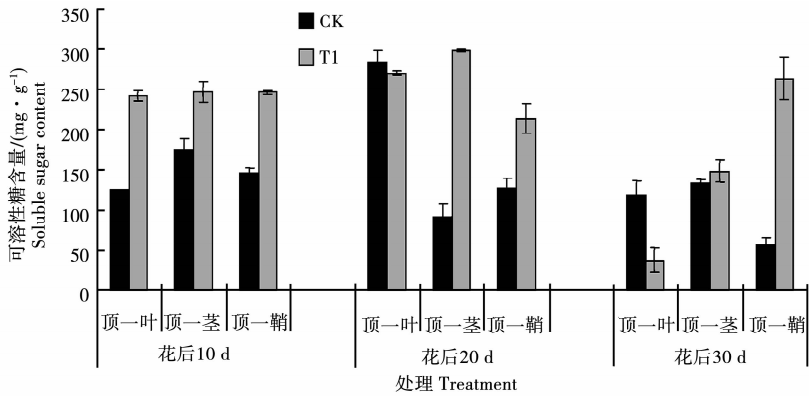


图 4 新稻 25 顶一叶、茎、鞘可溶性糖含量变化

Fig. 4 Effect of spikelet-removing on soluble sugar content in leaf, stem and sheath of first leaf position in Xindao25

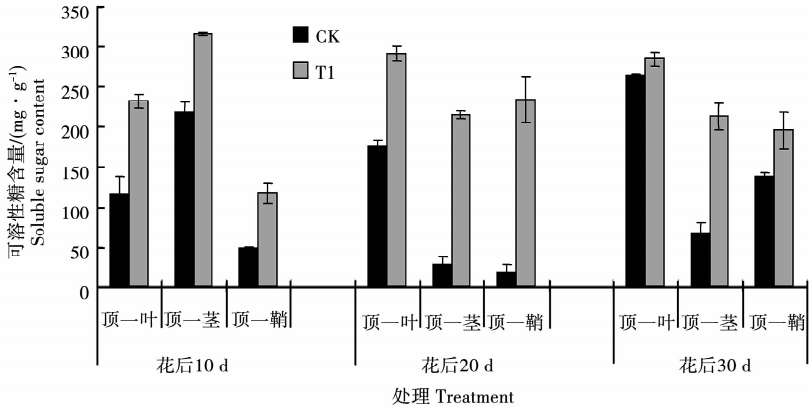


图 5 郑稻 18 顶一叶、茎、鞘可溶性糖含量变化

Fig. 5 Effect of spikelet-removing on soluble sugar content in leaf, stem and sheath of first leaf position in Zhendao18

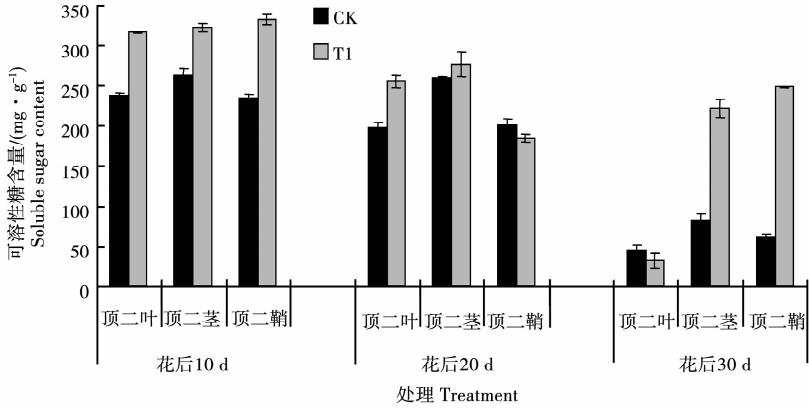


图 6 新稻 25 顶二叶、茎、鞘可溶性糖含量变化

Fig. 6 Effect of spikelet-removing on soluble sugar content in leaf, stem and sheath of second leaf position in Xindao25

2.3 疏花处理后不同叶位叶、茎、鞘中淀粉含量的变化

2.3.1 疏花处理后顶一叶、茎、鞘中淀粉含量的变化 疏花处理使新稻 25 前中后期顶一鞘中的淀粉含量增加(见图 8),顶一叶中的淀粉含量仅在前期(花后 10 d)高于对照,顶一茎中的淀粉含

量仅在中期(花后 20 d)明显高于对照,其它时期叶、茎中淀粉含量均比对照要低;疏花处理后,郑稻 18 顶一叶、茎、鞘中的淀粉含量在前中后期有所增加或变化不明显(见图 9),后期顶一鞘淀粉含量增加尤为明显,比对照高 $22.7 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。在疏花处理后的整个时期,新稻 25 顶一叶、茎、鞘淀粉含量

变化趋势并不一致,郑稻 18 顶一叶、茎淀粉含量总体呈下降趋势,顶一鞘与之相反,后期明显升高。

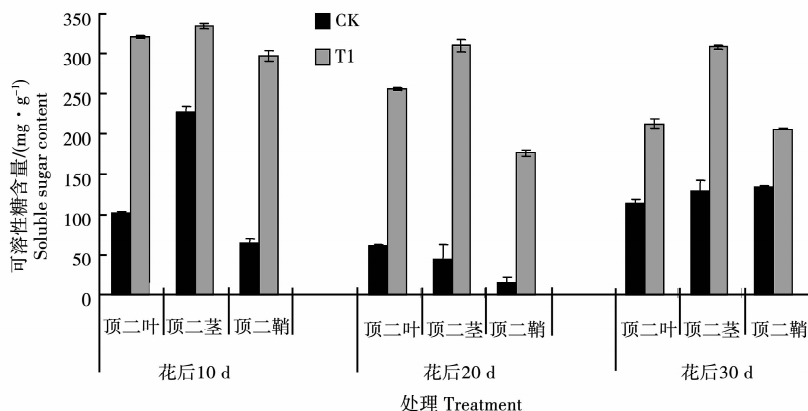


图 7 郑稻 18 顶二叶、茎、鞘可溶性糖含量变化

Fig. 7 Effect of spikelet-removing on soluble sugar content in leaf, stem and sheath of second leaf position in Zhendao18

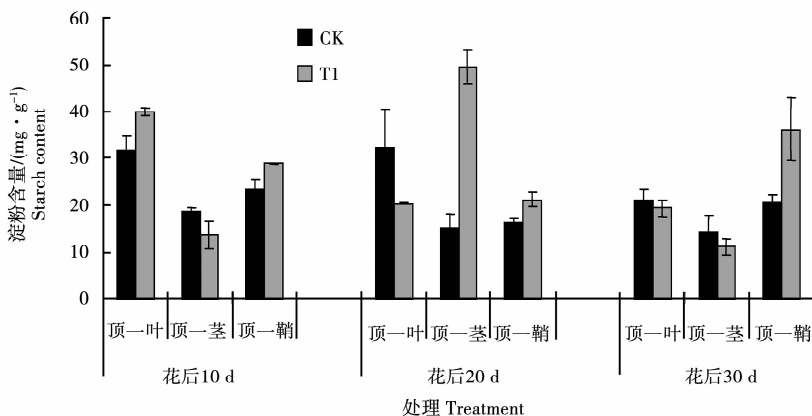


图 8 新稻 25 顶一叶、茎、鞘淀粉含量变化

Fig. 8 Effect of spikelet-removing on starch content in leaf, stem and sheath of first leaf position in Xindao25

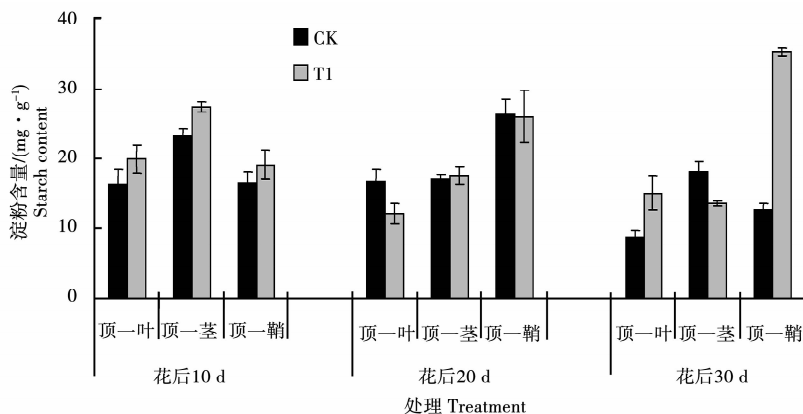


图 9 郑稻 18 顶一叶、茎、鞘淀粉含量变化

Fig. 9 Effect of spikelet-removing on soluble starch content in leaf, stem and sheath of first leaf position in Zhendao18

2.3.2 疏花处理后顶二叶、茎、鞘中淀粉含量变化 疏花处理使新稻 25 在前中后期顶二叶、茎、鞘中的淀粉含量增加或相差不大(见图 10),在处理后期整个时期其淀粉含量总体呈下降趋势,到后期与对照相差很小。疏花处理后,郑稻 18 在花后

20 d 顶二叶、顶二鞘及花后 30 d 顶二叶的淀粉含量低于对照(见图 11),其它部位高于对照;在疏花处理后整个时期郑稻 18 的淀粉含量总体上亦呈下降趋势,到后期茎、鞘淀粉含量只略高于对照。可见,在灌浆后期,籽粒充实所需同化物较

少,茎、鞘中淀粉逐渐分解,含量降低,植株趋于衰老。

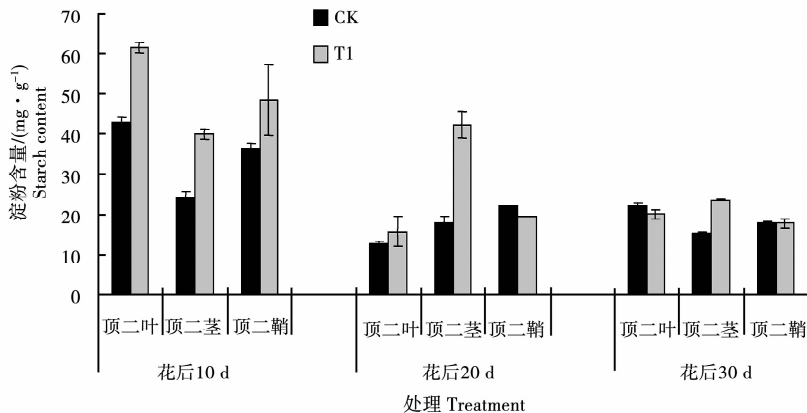


图 10 新稻 25 顶二叶、茎、鞘淀粉含量变化

Fig. 10 Effect of spikelet-removing on starch content in leaf, stem and sheath of second leaf position in Xindao25

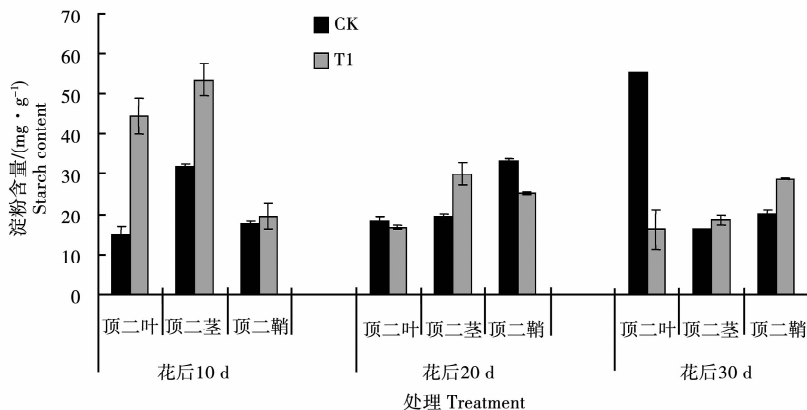


图 11 郑稻 18 顶二叶、茎、鞘淀粉含量变化

Fig. 11 Effect of spikelet-removing on starch content in leaf, stem and sheath of second leaf position in Zhendao18

3 结论与讨论

蔗糖在高等植物中是主要的转移性碳水化合物,在光合器官中合成,运送至库器官中贮藏起来。已有研究结果表明:蔗糖不仅是一种代谢产物,而且可以作为信号物质,通过改变蔗糖的浓度,调节相关基因的表达,进而影响植物的生长发育^[20]。Tang 等^[12]研究表明,疏花可以提高水稻弱势籽粒的灌浆充实、蔗糖含量和蔗糖淀粉代谢关键酶——蔗糖合成酶的活性及其蛋白的表达,且蔗糖合成酶与水稻籽粒的灌浆充实关系密切,认为蔗糖是通过调节蔗糖合成酶的活性进而影响籽粒的灌浆充实。本试验结果表明,疏花处理后,弱势籽粒粒重及结实率都极显著高于对照弱势粒,但均低于对照强势籽粒粒重,与前人研究结果一致^[8,12],这可能是由于疏花处理后弱势籽粒蔗糖含量增加,进而作为信号物质调节蔗糖淀粉代谢关键酶基因的表达和活性,导致弱势籽粒的灌浆充实加快,粒重增加^[8,12]。

源是库产量形成的基础,库容大小对源的生产也具有反馈作用^[21],这与本试验中疏花处理后库容减小使得叶、茎、鞘的可溶性糖及淀粉含量增加基本一致。疏花处理后,新稻 25 和郑稻 18 的顶一叶、茎、鞘及顶二叶、茎、鞘的可溶性糖和淀粉含量基本上都高于对照,在后期可溶性糖及淀粉含量总体上趋于降低,这可能是由于库容的减小,前期叶片中光合产物持续合成,可溶性糖含量增加,而在灌浆过程中茎、鞘中的非结构碳水化合物不能及时运出而积累,进而引起淀粉含量增加,使得处理后可溶性糖及淀粉含量高于对照,但到后期籽粒灌浆基本结束,物质开始分解,含量降低;新稻 25 在后期(花后 30 d)顶一叶、顶二叶中可溶性糖及淀粉含量却低于对照,而茎鞘中的含量却高于对照,其原因可能是疏花后籽粒灌浆后期所需光合产物减少,反馈抑制功能叶的同化物形成^[22],进而导致叶片中积累的同化物减少。本研究表明,通过疏花处理,增加弱势籽粒蔗糖的

含量,可以显著提高弱势籽粒的粒重,但疏花处理弱势籽粒粒重并未达到对照强势籽粒的粒重,而后期叶、茎、鞘中的可溶性糖依然较高,说明物质供应是限制弱势粒灌浆的重要因素,但还存在其它限制弱势籽粒灌浆的因素,比如籽粒的库容活性及激素平衡等^[1-2]。

参考文献:

- [1] 杨建昌. 水稻弱势粒灌浆机理与调控途径[J]. 作物学报, 2010,36(12): 2011-2019.
- [2] Yang J, Zhang J. Grain-filling problem in 'super' rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(1): 1-5.
- [3] 缪小建, 王绍华, 李刚华, 等. 疏花对杂交水稻灌浆期非结构性碳水化合物运转及稻米品质的影响[J]. 杂交水稻, 2008, 23(5): 55-59.
- [4] 王嘉宇, 张世春, 徐正进, 等. 减源疏库对不同穗型水稻品种籽粒灌浆和结实性的影响[J]. 华北农学报, 2007, 22(6): 81-86.
- [5] 马莲菊, 李雪梅, 王艳. 源库处理对两种不同穗型水稻品种籽粒灌浆的影响[J]. 沈阳师范大学学报: 自然科学版, 2006, 24(4): 470-473.
- [6] 袁继超, 丁志勇, 赵超, 等. 高海拔地区水稻遮光、剪叶和疏花对米质影响的研究[J]. 作物学报, 2005, 31(11): 1429-1436.
- [7] 袁继超, 丁志勇, 俄胜哲, 等. 源库关系对水稻籽粒灌浆特性的影响[J]. 西南农业学报, 2005, 18(1): 15-19.
- [8] Ishimaru T, Hirose T, Matsuda T, et al. Expression patterns of genes encoding carbohydrate-metabolizing enzymes and their relationship to grain filling in rice (*Oryza sativa* L.): comparison of caryopses located at different positions in a panicle[J]. Plant and Cell Physiology, 2005, 46(4): 620-628.
- [9] Zhang H, Li H, Yuan L, et al. Post-anthesis alternate wetting and moderate soil drying enhances activities of key enzymes in sucrose-to-starch conversion in inferior spikelets of rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(1): 215-227.
- [10] Peng T, Lv Q, Zhang J, et al. Differential expression of the microRNAs in superior and inferior spikelets in rice (*Oryza sativa*) [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(14): 4943-4954.

- [11] Zhu G, Ye N, Yang J, et al. Regulation of expression of starch synthesis genes by ethylene and ABA in relation to the development of rice inferior and superior spikelets[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(11): 3907-3916.
- [12] Tang T, Xie H, Wang Y, et al. The effect of sucrose and abscisic acid interaction on sucrose synthase and its relationship to grain filling of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(9): 2641-2652.
- [13] Zhang H, Tan G, Yang L, et al. Hormones in the grains and roots in relation to post-anthesis development of inferior and superior spikelets in japonica/indica hybrid rice[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2009, 47(3): 195-204.
- [14] Yang J, Yunying C, Zhang H, et al. Involvement of polyamines in the post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice[J]. Planta, 2008, 228(1): 137-149.
- [15] Mohapatra P K, Patel R, Sahu S K. Time of flowering affects grain quality and spikelet partitioning within the rice panicle [J]. Functional Plant Biology, 1993, 20(2): 231-241.
- [16] Yang J, Zhang J, Wang Z, et al. Post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice in relation to abscisic acid and ethylene[J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(1): 149-160.
- [17] 赵全志, 高尔明, 黄丕生, 等. 源库质量与作物超高产栽培及育种[J]. 河南农业大学学报, 1999, 33(3): 226-230.
- [18] Peng Ting, Lyu Qiang, Zhao Yafan, et al. Superior grains determined by grain weight are not fully correlated with the flowering order in rice[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2015, 14(5): 847-55.
- [19] 蔡武城, 袁厚积. 生物物质常用化学分析法[M]. 北京: 科学出版社, 1982: 15-16.
- [20] Wind J, Smeekens S, Hanson J. Sucrose: metabolite and signaling molecule[J]. Phytochemistry, 2010, 71(14-15): 1610-1614.
- [21] 杨建昌, 王志琴, 朱庆森. 水稻产量源库关系的研究[J]. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 1993, 149(3): 47-53.
- [22] 丁志勇, 扬世民, 袁继超, 等. 水稻灌浆结实期减源疏库对净光合速率的影响[J]. 中国农学通报, 2005, 21(3): 179-182.

Effect of Spikelet-removing on Filling of Inferior Spikelets and Assimilates Transportation

JI Bao-yi^{1,2}

(1. Xinyang College of Agriculture and Forestry, Xinyang, Henan 464000; 2. South Henan Academician Workstation of Botany Pest Harmlessly Prevention and Control, Xinyang, Henan 464000)

Abstract: In order to fully excavate yield potential of rice high-yielding varieties, taking two varieties Xindao25 and Zhengdao18 with big japonica as materials, the effect of spikelet-removing on the grain weight, seed setting rate of inferior spikelets, soluble sugar and starch content in leaf, stem and sheath of the first and second leaf position were investigated at 10, 20, 30 days after flowering. The results showed that the inferior grain weight and seed setting rate were increased significantly. However, the grain weight of inferior spikelets was still slightly lower than the grain weight of superior spikelets in the control, it indicated that carbon assimilates was not the only reasons why inferior spikelets filling slower. The soluble sugar and starch content in almost all of the leaf, stem and sheath at different leaf position increased, it was possible because of spikelet-removing treatment could reduce the photosynthesis products in leaf caused by lower sink size, leading to increase accumulation of assimilates in the leaf, stem and sheath.

Keywords: rice; spikelet-removing; inferior spikelets; soluble sugar; starch