

不同库容量类型基因型水稻茎鞘非结构性 碳水化合物积累转运特征

潘俊峰^{1,2} 崔克辉² 向 镜^{2,3} 魏 冬² 王 凯² 黄见良² 聂立孝²

1. 广东省农业科学院水稻研究所, 广州 510640;

2. 华中农业大学农业部长江中游作物生理生态与耕作重点实验室, 武汉 430070;

3. 中国水稻研究所水稻生物学国家重点实验室, 杭州 310006

摘要 在大田条件下,以源于珍汕 97×明恢 63 的重组自交系群体(127 个家系)为材料,测定水稻茎鞘非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)含量和积累量(移栽后 30 d、抽穗期和成熟期)、叶面积、穗颈节间直径和维管束数量、产量等,采用聚类分析法将家系按库容量大小聚类,研究不同库容量类型水稻茎鞘 NSC 积累与转运特征。结果显示:家系间库容量存在较大的变异,变幅为 289.4~945.4 g/m²;按库容量从小到大依次可聚类为 A、B、C、D、E 和 F 共 6 种类型,平均库容量分别为 388.0、575.3、667.3、728.4、793.4、887.2 g/m²;抽穗期 NSC 含量和积累量均显著大于移栽后 30 d 和成熟期。总体上,小库容量类型(类型 A 和 B)移栽后 30 d NSC 含量和积累量显著高于大库容量类型,相反在成熟期低于大库容量类型;在抽穗期,NSC 含量在不同类型间变化不大,而大库容量类型茎鞘 NSC 积累量大于小库容量类型。大库容量家系穗颈节维管束多,但源库比(单位库容量的叶面积)较小;移栽后 30 d 到抽穗期,不同库容量类型基因型间 NSC 含量的变化无差异,然而积累量的变化随着库容量的增加而显著增加;随着库容量的增加,NSC 表观转运量显著增加,而茎鞘 NSC 对产量的表观贡献率呈先降低后增加的变化特点。大库容量类型茎鞘 NSC 对产量的表观贡献较高,这与其抽穗前茎鞘 NSC 积累量高、灌浆结实期 NSC 表观转运量大、茎维管束多、源库比小紧密相关。由于大库容量类型源库比较小,采取增源(尤其是茎鞘中 NSC 的积累)的栽培措施利于大库容量基因型获得高产。

关键词 水稻; 库容量; 非结构性碳水化合物; 积累与转运; 重组自交系

中图分类号 S 511.501 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2015)01-0009-07

水稻茎鞘非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)作为籽粒灌浆同化物的来源,对增加库强度具有积极作用^[1],对产量贡献为 10%~30%^[2-3]。在高产栽培中,优化肥水管理的目的之一是调控茎鞘 NSC 的积累和再分配^[4]。研究不同库容量类型水稻茎鞘 NSC 积累与分配规律,对水稻高产栽培具有重要指导意义。前人研究发现,抽穗期茎鞘 NSC 的积累量与颖花数之比越大,灌浆初期的籽粒生理活性和谷粒充实率越高^[5];抽穗期植株叶面积与颖花数之比越高,则营养器官中储藏的 NSC 越多,反之越少^[6]。Pan 等^[3]发现,水稻穗颈节间维管束数量对茎鞘 NSC 的转运具有显著的正向直接效应。可见,水稻茎鞘中 NSC 的积累和转运受到“源-库-流”性状的调节。与小库容量水稻相比,大

库容量品种在根系特征性状(单位面积不定根长、单位面积根干质量、单位面积根系活性)、地上部生物产量、抽穗前干物质生产量、结实期干物质生产量等方面具有明显的优势,并且库容大也是目前高产水稻品种的重要特征之一^[7-8]。随着对粮食需求量的增加,进一步发挥大库容量品种的产量潜力,已成为科学家关注的焦点^[9-10]。如何提高结实率和粒重来增加库充实度是进一步提高大库容量品种产量的关键^[11]。研究表明,具有 *tgw6*(千粒重的 QTL)、*rg5*(结实率 QTL)位点的水稻近等基因家系抽穗前茎鞘 NSC 的积累量显著高于不含这些位点的家系^[12-13],表明茎鞘中积累 NSC 与增加库充实度(结实率和千粒重)存在密切联系。然而,茎鞘 NSC 积累、转运特征与库容量关系如何,目前仍未见报道。

收稿日期: 2013-10-25

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31371548); 国家科技支撑计划项目(2013BAD07B10)

潘俊峰, 博士, 助理研究员. 研究方向: 水稻高产生理. E-mail: junfeng401@163.com

通信作者: 崔克辉, 博士, 教授. 研究方向: 水稻氮高效与高产生理. E-mail: cuikehui@mail.hzau.edu.cn

本研究采用 127 个来自珍汕 97×明恢 63 的重组自交系为供试材料,在大田条件下研究不同库容量基因型茎鞘 NSC 含量、积累量和灌浆期转运量的特征,阐明不同库容量水稻茎鞘 NSC 积累转运性状随库容量变化的规律,旨在为水稻高产栽培和育种提供理论依据。

1 材料与amp;方法

1.1 供试材料

本试验采用源于珍汕 97×明恢 63 的重组自交系群体(RILs),该群体共 241 个家系,从(F₁₁)中随机选取 127 个家系用于大田试验。群体材料由华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室提供。

1.2 试验方法

进行 2 a 大田试验。试验所用稻田表层 25 cm 土壤主要养分特征为:pH 值(1:1 土水比) 5.19,有机质 26.41 g/kg 和全氮含量 1.24 g/kg;采用秧盘育秧,种植密度为 16.7 cm×20.0 cm,每穴 3 苗,每个小区为 13 行×13 株(2006 年)和 14 行×16 株(2007)。小区采用随机区组排列,重复 3 次。设置正常施氮水平(130 kg/hm²),施肥时期分别为:50 kg/hm² 基施,40 kg/hm² 移栽后 15 d 施入,40 kg/hm² 移栽后 25 d 施入(考虑到部分家系材料生育期较短);磷、钾、锌肥的施入量和时期分别为,基施磷酸钙 40 kg/hm²,硫酸锌 5 kg/hm²;氯化钾 50 kg/hm²,分别于基肥和移栽后 25 d 追肥,各施入 50%。田埂覆盖黑色塑料膜,防止养分渗漏和流失。精细管理并全程防治病虫害,成熟期挂防鸟网避免产量损失。

1.3 取样与测定

1)移栽后 30 d 取样。移栽后 30 d,在每个小区选取长势一致植株 8 蔸,将茎鞘和叶片分开,并放入烘箱 100 °C 下杀青 30 min,80 °C 下 72 h 烘干至恒质量后称干质量。烘干的茎鞘粉碎后用于 NSC 含量测定。

2)抽穗期取样。在抽穗期(每小区见穗达 50% 时),每小区选取长势一致的植株 8 蔸,将茎鞘(包括小的幼穗)和叶片分开。收集所有绿叶用美国产 LI-COR 3100 型叶面积仪测定叶面积。收集所有主茎,在穗颈节下方 1.5 cm 处,用数显游标卡尺测定穗颈节间直径,随后用徒手切片方法切取横截面,用番红染色后在显微镜下(北京泰克公司)计数每茎中大、小维管束数(个/茎)。所有叶片和茎鞘样品烘干

后称取干质量。烘干的茎鞘粉碎后用于 NSC 含量测定。

3)成熟期取样。在黄熟期,每小区中央取样 12 蔸,将茎鞘、叶、穗分开。收集所有稻穗用于测定产量及其构成因子,包括产量、每株穗数、总实粒数、总空秕粒数和烘干千粒重。烘干的茎鞘粉碎后用于 NSC 含量测定。

4)非结构性碳水化合物测定。选用各时期烘干粉碎的茎鞘样品,采用 Yoshida 等^[14]和张宪政^[15]的方法提取并测定可溶性糖和淀粉的含量。称取 0.100 g 的烘干样品,置于 10 mL 的离心管中,加入 5 mL 的 80%乙醇,在 80 °C 水浴中提取 30 min,取出 3 000 r/min 离心 5 min,收集上清液。重复提取 2 次(各 10 min)。合并 3 次离心所得上清液,用 80%乙醇定容到 25 mL 后用于可溶性糖测定。向沉淀中加蒸馏水 2 mL,搅拌均匀,置于 80 °C 水浴中使残留的乙醇蒸发,再放入沸水浴中糊化 15 min。冷却后,将离心管放在冰水浴中,加入 2 mL 冷的 9.2 mol/L 高氯酸,搅拌提取 15 min 后加蒸馏水 4 mL,混匀后离心 10 min,转移上清液至 50 mL 容量瓶。再向沉淀中加入 2 mL 4.6 mol/L 高氯酸,搅拌提取 15 min 后加蒸馏水 6 mL,混匀后离心 10 min,收集上清液于容量瓶中。然后用水洗沉淀并离心 2 次,合并所有上清液并用蒸馏水定容到 50 mL,用于淀粉测定。用硫酸蒽酮法显色测定可溶性糖和淀粉浓度。茎鞘可溶性糖和淀粉含量之和为茎鞘 NSC 含量。

1.4 数据分析

利用 SPSS 10.0 (Chicago, IL, USA, 2001) 统计分析软件对自交系 127 个株系的库容量进行聚类分析,将库容量由小到大依次分为 6 类,分别用 A、B、C、D、E 和 F 代表库容量类型,并对不同类型间性状值进行差异显著性检验。用 SigmaPlot 10.0 作图,结果以平均数±标准差表示。

库容量(g/m²) = 成熟期单位面积穗数×每穗粒数×饱粒千粒重;茎鞘 NSC 积累量(TM_{NSC}, g/m²) = 茎鞘干质量(g/m²)×茎鞘 NSC 含量;抽穗后茎鞘 NSC 表观转运量(ATM_{NSC}, g/m²) = 抽穗期茎鞘 NSC 积累量 - 成熟期茎鞘 NSC 的残留量;茎鞘 NSC 表观转运率(AR_{NSC}, %) = (抽穗期茎鞘 NSC 积累量 - 成熟期茎鞘 NSC 残留量)/抽穗期茎鞘 NSC 积累量×100;转运茎鞘 NSC 对籽粒的表观贡献率(AC_{NSC}, %) = (抽穗期茎鞘 NSC 的积累

量-成熟期茎鞘 NSC 的残留量)/籽粒干质量 $\times 100$; 源库比=抽穗期叶面积/库容量。2 a 间数据均呈极显著正相关, 因此用 2 a 数据的平均值用于分析。

2 结果与分析

2.1 重组自交系库容量聚类分析

127 个家系的库容量最大值为 945.4 g/m^2 , 最小为 289.4 g/m^2 , 库容量的变异系数为 15.3%。按库容量大小, 供试材料聚类分为 6 类(表 1)。除库容量最小的 A 类品种间库容量的变异系数较大(18.7%)外, 其余各类型内变异系数均较小, 在 1.3% ~ 4.4% 之间。不同类型间库容量差异达显

著水平。

2.2 不同库容量水稻茎鞘 NSC 积累和转运特征

由表 2 可见, 不同库容量类型家系成熟期茎鞘 NSC 含量均在 50 mg/g 以下, 其中 C、D、E 类家系较高, A、B、F 类型茎鞘中 NSC 含量较低; 随库容量增大, 抽穗期茎鞘 NSC 含量并无明显变化。移栽 30 d 时茎鞘 NSC 含量和积累量均低于抽穗期和成熟期。无论哪一类, 抽穗期茎鞘 NSC 含量都显著地高于成熟期。随着库容量增大, 抽穗期茎鞘 NSC 积累量呈显著增加的趋势, 即 F 类最大, A 类最小。相关性分析表明, 库容量与抽穗期茎鞘 NSC 的积累量呈极显著线性正相关($r = 0.96^{**}$, $n = 6$)。

表 1 重组自交系(珍汕 97 \times 明恢 63)家系库容量聚类分析¹⁾

Table 1 Cluster analysis on sink capacity in rice recombinant inbred lines derived from a cross of Zhenshan 97 \times Minghui 63

类型 Type	家系数 Number of lines	平均值/(g/m^2) Average	最小值/(g/m^2) Minimum	最大值/(g/m^2) Maximum	变异系数/% CV
A	4	$388.0 \pm 72.6 \text{ f}$	289.4	451.6	18.7
B	14	$575.3 \pm 25.1 \text{ e}$	508.9	604.7	4.4
C	32	$667.3 \pm 25.2 \text{ d}$	619.8	705.1	3.8
D	24	$728.4 \pm 9.8 \text{ c}$	713.6	747.9	1.3
E	37	$793.4 \pm 25.5 \text{ b}$	756.7	836.1	3.2
F	16	$887.2 \pm 30.2 \text{ a}$	847.8	945.4	3.4

1)表中数据为平均值 \pm 标准差, 同一栏中不同英文字母表示数据间差异显著($P < 0.05$), 下同。Values represent the means \pm SD; Means followed by different letters within the same column are significantly different at 0.05 level. The same as follows.

表 2 不同库容量水稻家系茎鞘 NSC 含量和积累量

Table 2 NSC concentrations and accumulations of rice genotypes with various sink capacity at three growth stages

类型 Types	移栽后 30 d 30 days after transplanting		抽穗期 Heading stage		成熟期 Mature stage	
	含量/(mg/g) $C_{\text{NSC}}^{1)}$	积累量/(g/m^2) $TM_{\text{NSC}}^{2)}$	含量/(mg/g) C_{NSC}	积累量/(g/m^2) TM_{NSC}	含量/(mg/g) C_{NSC}	积累量/(g/m^2) TM_{NSC}
A	$31.8 \pm 6.6 \text{ a}$	$3.6 \pm 0.7 \text{ a}$	$126.0 \pm 34.2 \text{ a}$	$47.3 \pm 16.3 \text{ c}$	$40.7 \pm 11.3 \text{ ab}$	$13.1 \pm 5.8 \text{ b}$
B	$28.9 \pm 12.9 \text{ a}$	$3.2 \pm 1.6 \text{ ab}$	$118.8 \pm 26.2 \text{ a}$	$54.0 \pm 11.1 \text{ c}$	$31.7 \pm 11.8 \text{ b}$	$11.8 \pm 8.1 \text{ b}$
C	$24.2 \pm 4.8 \text{ b}$	$2.5 \pm 0.6 \text{ c}$	$116.8 \pm 26.2 \text{ a}$	$64.7 \pm 17.2 \text{ c}$	$50.7 \pm 26.8 \text{ a}$	$23.2 \pm 16.9 \text{ a}$
D	$26.5 \pm 8.4 \text{ ab}$	$2.7 \pm 0.9 \text{ bc}$	$115.4 \pm 33.3 \text{ a}$	$62.4 \pm 23.3 \text{ bc}$	$49.0 \pm 20.8 \text{ a}$	$21.2 \pm 12.0 \text{ a}$
E	$24.9 \pm 5.4 \text{ ab}$	$2.6 \pm 0.7 \text{ c}$	$121.9 \pm 29.0 \text{ a}$	$73.0 \pm 19.6 \text{ ab}$	$46.3 \pm 19.3 \text{ a}$	$20.8 \pm 11.1 \text{ a}$
F	$24.6 \pm 5.6 \text{ ab}$	$2.5 \pm 0.6 \text{ c}$	$127.8 \pm 24.5 \text{ a}$	$82.8 \pm 16.8 \text{ a}$	$40.4 \pm 22.3 \text{ ab}$	$19.9 \pm 14.4 \text{ a}$

1) C_{NSC} : Content of NSC in stems; 2) TM_{NSC} : Total mass of NSC in stems. The same as below.

由表 3 可知, 在移栽后 30 d 至抽穗期, 茎鞘 NSC 积累量随着库容量增加显著增加, 而 NSC 含量的变化趋势不明显; 移栽后 30 d 茎鞘 NSC 的积累量占抽穗茎鞘 NSC 积累量的比例随着库容量的增加而显著降低, 表现为 A 类家系最大, F 类最小。

相关分析表明, 库容量与移栽后 30 d 至抽穗茎鞘 NSC 积累量的增加量呈极显著线性正相关($r = 0.96^{**}$), 与移栽后 30 d NSC 积累量占抽穗期茎鞘 NSC 积累量的比例呈极显著负相关($r = -0.96^{**}$)。

表 3 不同库容量水稻移栽后 30 d 至抽穗期茎鞘 NSC 含量(C_{NSC})和积累量(TM_{NSC})的变化

Table 3 Changes in NSC content and accumulations of rice genotypes with various sink capacity during the duration from 30 days after transplanting (DAT) to heading date

类型 Types	含量的变化/(mg/g) Change in C_{NSC}	积累量的变化/(g/m ²) Change in TM_{NSC}	移栽后 30 d 积累量与抽穗期积累量之比/% TM_{NSC} at 30 DAT/ TM_{NSC} at heading
A	94.2 ± 28.7 a	43.6 ± 15.9 c	8.3 ± 2.7 a
B	89.9 ± 28.6 a	50.8 ± 11.2 c	6.2 ± 3.1 b
C	92.6 ± 24.9 a	62.2 ± 17.1 bc	4.1 ± 1.4 cd
D	88.9 ± 33.0 a	59.7 ± 23.3 c	4.8 ± 2.2 c
E	97.0 ± 29.2 a	70.4 ± 19.7 ab	3.8 ± 1.4 d
F	103.2 ± 22.2 a	80.3 ± 16.5 a	3.1 ± 0.8 d

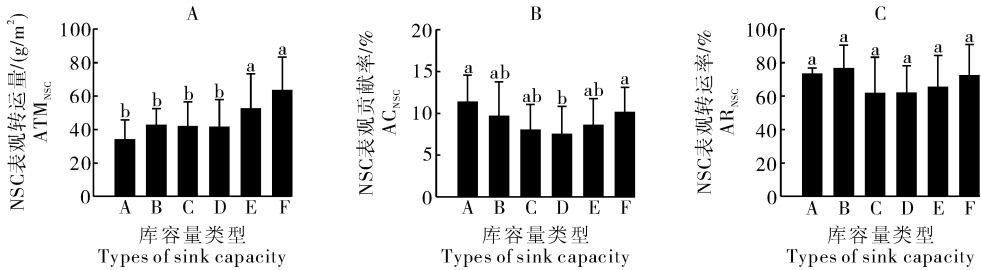
2.3 不同库容量水稻茎鞘 NSC 转运

随着水稻家系库容量增大,茎鞘表观转运量(ATM_{NSC})随之增加,且库容量越大, ATM_{NSC} 增加的幅度越大(图 1A)。茎鞘 NSC 对产量的表观贡献率(AC_{NSC})在不同库容量类型家系间存在显著差异(图 1B),在 A、B、C、D 类型中,随着库容量增大, AC_{NSC} 呈现降低的变化趋势;D 类家系 AC_{NSC} 最小,比 A 类家系减少 3.9%。在 D、E、F 类型中, AC_{NSC} 随库容量的增大而明显增加,F 类家系的 AC_{NSC} 比 D 类家系增加了 2.6%。库容量最小的 A 类和最大的 F 类, AC_{NSC} 都显著高于库容中间型的 D 类家系。籽粒灌浆期间,不同库容量类型间 NSC 表观转运率差异不显著(图 1C)。

2.4 不同库容量水稻穗颈节间特征和源库比

由表 4 可知,随着库容量增加,抽穗期穗颈节间大、小维管束数量和穗颈直径均呈增加趋势,不同类型间差异达到显著水平,均以 E 或 F 类家系最大、A 类家系最小。不同库容量类型间抽穗期单位库容叶面积存在显著差异,随着库容量增加单位库容叶面积呈显著减小的变化趋势,A 类最大,约为 125 cm²/g,F 类最小,为 77 cm²/g。

相关性分析表明,库容量与大维管束数量($r=0.91^{**}$)、小维管束数量($r=0.85^{**}$)、穗颈直径($r=0.86^{**}$)均呈极显著正相关。 ATM_{NSC} 分别与穗颈大维管束数量($r=0.97^{**}$)、小维管束数量($r=0.74^{*}$)、穗颈直径($r=0.84^{**}$)呈显著正相关。



ATM_{NSC} : Apparent transferred mass of NSC from stems to grains; AC_{NSC} , Apparent contribution of transferred NSC from stems to grain yield; AR_{NSC} , Apparent ratio of transferred NSC from stems to grains.

图 1 不同库容量水稻茎鞘 NSC 表观转运量(A)、表观贡献率(B)和表观转运率(C)

Fig. 1 The ATM_{NSC} (A), AC_{NSC} (B) and AR_{NSC} (C) of rice genotypes with various sink capacity

表 4 不同库容量水稻穗颈组织特征和源库比

Table 4 The characteristics of transport tissue in peduncle and leaf area per unit sink capacity in rice genotypes with various sink capacity

类型 Types	大维管束数 No. of LVB ¹⁾	小维管束数 No. of SVB ²⁾	穗颈直径/mm Peduncle diameter	单位库容叶面积/(cm ² /g) Leaf area per unit sink capacity
A	14.2 ± 2.1 c	17.2 ± 2.7 c	2.0 ± 0.2 c	124.6 ± 26.7 a
B	15.2 ± 1.6 bc	20.3 ± 2.7 ab	2.2 ± 0.2 ab	96.7 ± 12.0 b
C	15.6 ± 2.0 bc	20.4 ± 2.1 ab	2.2 ± 0.2 ab	93.4 ± 8.7 b
D	15.0 ± 1.8 c	19.7 ± 1.9 b	2.1 ± 0.2 bc	85.6 ± 9.2 c
E	16.4 ± 2.1 ab	21.4 ± 2.3 a	2.2 ± 0.2 a	81.9 ± 10.5 cd
F	17.0 ± 2.5 a	20.8 ± 2.2 ab	2.3 ± 0.2 a	77.1 ± 6.7 d

1)LVB: Large vascular bundle; 2)SVB: Small vascular bundle.

3 讨 论

3.1 大库容量水稻抽穗期茎鞘中 NSC 积累特征及其原因分析

本研究观察到抽穗期大库容量家系茎鞘中积累较高的 NSC(表 2)。分析其原因可能有:第一,抽穗前茎鞘 NSC 的积累量可以理解为播种至抽穗的天数 \times 抽穗前 NSC 积累强度(单位时间积累的 NSC 量)。通径分析表明,抽穗前 NSC 积累强度对 NSC 积累量的直接通径系数为 -0.04 ,而播种到抽穗时的天数对 NSC 积累量的直接通径系数为 0.73^{**} ,表明生育期长短对抽穗前茎鞘 NSC 积累量的影响大于 NSC 积累强度。在当前水稻叶片净光合速率没有大幅提升的情况下,增加大库容量水稻从播种到抽穗的时间,即适当延长营养生长期是提高大库容量灌浆结实的有利途径^[16],主要是因为营养生长期适当延长能够增加灌浆前茎鞘 NSC 储藏量,满足大库容籽粒灌浆时对同化物的需求。第二,抽穗前茎鞘 NSC 积累量也可以分解为茎蘖数 \times 单茎 NSC 积累量。通径分析表明,单茎 NSC 积累量对 NSC 积累量的直接通径系数为 0.37^{**} ,茎蘖数对库容量的直接通径系数为 -0.19^* ,表明单茎 NSC 积累量对整个群体积累量的贡献更大。因此,适当减少分蘖数可能不会导致整株 NSC 积累量减少。赵步洪等^[17]研究认为,高产杂交稻相对较少的穗数和较多的每穗颖花数,抽穗前单茎具有较多的同化物积累是库器官调节能力较强的表现,可能是大库容量类型家系茎鞘 NSC 积累较高原因之一。第三,抽穗前茎鞘 NSC 积累量等于植株干物质量与 NSC 含量的乘积。本研究表明在抽穗期和成熟期,不同类型间茎鞘 NSC 含量无显著差异,但大库容量类型家系抽穗期和成熟期干物质量较大(数据未显示),这与董桂春等^[8]的研究结果一致。表明大库容量类型家系高的茎鞘 NSC 积累量与植株大的干物质积累量紧密相关。可见,大库容量类型家系长的营养生长期、高的单茎 NSC 积累量和高的总生物量是大库容量家系抽穗期茎鞘积累较高 NSC 的主要原因。

3.2 不同库容量水稻茎鞘 NSC 转运特征

本研究结果表明,库容量与 ATM_{NSC} 呈极显著的二次曲线关系,即在一定范围内,库容量越大, ATM_{NSC} 增加的幅度越大,且源库比率小,茎鞘 NSC 的转运越多(图 1 和表 4)。Lafitte 等^[6]研究发现源

库比率小能够促进茎鞘 NSC 的转运,与本研究结果相似。抽穗期茎鞘储藏的 NSC 既能够促进籽粒灌浆启动,又能缓解后期叶源不足(源库比率低)造成的灌浆同化物不足。因此,大库容量类型水稻具有高的 NSC 积累量和高的 NSC 转运量等特征是其高产潜力的物质基础之一。

穗颈节间是源器官连接穗部的唯一通道,穗颈较粗、维管束数目多的品种,能够保持“流”的通畅^[17]。Liu 等^[18]研究表明穗颈直径与产量呈显著正相关;Pan 等^[2]发现水稻穗颈小维管束数量对 NSC 表观转运量具有显著的正贡献。本研究中不同库容量类型家系间穗颈节间直径、大小维管束数量分别与 NSC 表观转运量呈显著的正相关,可见畅通的运输通道是大库容量家系具有大的 NSC 转运量和高 NSC 表观贡献率的一个重要原因。因此, Fukushima 等^[16]和 Liu 等^[18]建议将穗颈节间直径与穗颈大维管束数量作为选育高产品种的参考指标。

3.3 不同库容量水稻茎鞘 NSC 对产量的表观贡献

本研究结果表明, AC_{NSC} 与库容量呈开口向上的抛物线关系,即库容量较小和较大时 NSC 对产量形成的贡献较大(图 1C)。这可能与不同库容量水稻抽穗期叶面积的差异密切相关。对小库容量家系来说,虽然抽穗期叶面积指数较低,然而其单位库容叶面积比较高(表 4),这可导致同化物供应相对充足、灌浆加快,这与熊洁等^[19]的研究结果一致。另外,本研究观察到小库容量家系水稻生育期短(数据未显示),茎鞘贮藏 NSC 向籽粒转运量增加,表现出 AC_{NSC} 较高。库容量处于中间型的家系,单位库容叶面积高于大库容量类型,因而灌浆时减少了对茎鞘 NSC 的需求,也导致此类家系成熟期茎鞘中有较多的 NSC 残留(表 2),最终表现为 AC_{NSC} 较低。作物干物质积累量由叶面积与叶片净同化速率共同决定,当叶面积增加到一定程度后不能再通过增加叶面积来提高物质积累量,并且成熟叶片净同化速率在一段时间内较为稳定。当叶面积指数过大时,下层叶片也可能转变为同化物的消耗器官。因此,对库容量大的水稻品种来说,灌浆期叶片同化物供应可能难以满足籽粒灌浆对同化物的需求。Fu 等^[3]发现大库容量品种抽穗期茎鞘积累较高的 NSC 提高了灌浆期籽粒中蔗糖合成酶和 ADPG 焦磷酸化酶的活性,库活性大于其他类型,从而增加茎源同化

物的转运满足灌浆需求。因此,大库容量类型家系也表现出较高 AC_{NSC} 。综上,要提高大库容量品种的产量,需在增加大库容量品种后期功能叶光合效率的同时,兼顾增加抽穗前茎鞘 NSC 积累。

本研究结果表明:不同类型家系间库容量的遗传变异较大,抽穗期茎鞘 NSC 积累量随着库容量的增加呈显著增加的变化趋势;穗茎节间组织性状(直径、大小维管束数量)与 NSC 的转运密切相关,转运组织越发达,茎鞘 NSC 转运量越大;大库容量类型家系中茎鞘 NSC 对产量的表观贡献要明显高于库容量中间类型。结合前人研究结果,针对大库容量品种,在栽培措施上宜采取增源措施,如适量减小种植密度,增加群体的通透性,促进单茎 NSC 积累;在氮肥运筹上调控分化期(抽穗前 18~20 d)和灌浆启动期(抽穗后 0~5 d)的氮肥施用,从而促进大库容量的形成,增加茎鞘 NSC 的积累和库强度,提高后期叶片光合能力^[3]。育种家对选育大库容品种和改良穗部性状关注较多,而对源一库一流的协同改良研究较为有限^[20]。通过本研究可知,在育种实践中增大库容的同时兼顾合理的源一库一流结构,以生育期适中、单茎 NSC 积累量高、穗颈节间粗壮为育种目标,有利于进一步提高大库容量品种的产量潜力。

致 谢 感谢华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室邢永忠教授和余四斌教授提供珍汕 97×明恢 63 的重组自交系材料。

参 考 文 献

- [1] COCK J H, YOSHIDA S. Accumulation of ^{14}C -labelled carbohydrate before flowering and its subsequent redistribution and respiration in the rice plant [J]. Proceedings of the Crop Science Society of Japan, 1972, 41: 226-234.
- [2] PAN J F, CUI K H, WEI D, et al. Relationships of non-structural carbohydrates accumulation and translocation with yield formation in rice recombinant inbred lines under two nitrogen levels [J]. Physiologia Plantarum, 2011, 141(4): 321-331.
- [3] FU J, HUANG Z H, WANG Z Q, et al. Pre-anthesis non-structural carbohydrate reserve in the stem enhances the sink strength of inferior spikelets during grain filling of rice [J]. Field Crops Research, 2011, 123(2): 170-182.
- [4] YANG J, ZHANG J. Crop management techniques to enhance harvest index in rice [J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(12): 3177-3189.
- [5] 王志琴, 杨建昌, 朱庆森, 等. 水稻抽穗期茎鞘中储存的可用性糖与籽粒充实的关系[J]. 江苏农学院学报, 1997, 18(4): 13-17.
- [6] LAFITTE H R, TRAVIS R L. Photosynthesis and assimilate partitioning in closely related lines of rice exhibiting different sink:source relationships [J]. Crop Science, 1984, 24(3): 447-452.
- [7] 董桂春, 董燕萍, 张彪, 等. 不同库容量类型籼稻品种根系性状的差异[J]. 中国农业科学, 2009, 42(9): 3058-3066.
- [8] 董桂春, 李进前, 于小凤, 等. 不同库容量常规籼稻品种物质生产与分配的基本特征[J]. 中国水稻科学, 2009, 23(6): 639-644.
- [9] PENG S, KHUSH G S, VIRK P, et al. Progress in ideotype breeding to increase rice yield potential [J]. Field Crops Research, 2008, 108(1): 32-38.
- [10] 朱德峰, 程式华, 张玉屏, 等. 全球水稻生产现状与制约因素分析[J]. 中国农业科学, 2010, 43(3): 474-479.
- [11] 敖和军, 王淑红, 邹应斌, 等. 超级杂交稻干物质生产特点与产量稳定性研究[J]. 中国农业科学, 2008, 41(7): 1927-1936.
- [12] ISHIMARU K, KASHIWAGI T, HIROTSU N, et al. Identification and physiological analyses of a locus for rice yield potential across the genetic background [J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(420): 2745-2753.
- [13] ISHIMARU K. Identification of a locus increasing rice yield and physiological analysis of its function [J]. Plant Physiology, 2003, 133(3): 1083-1090.
- [14] YOSHIDA S, FORNO D, COCK J, et al. Determination of sugar and starch in plant tissue [M]//YOSHIDA S. Laboratory manual for physiological studies of rice. 3rd ed. Los Baños, Laguna: International Rice Research Institute, 1976: 46-49.
- [15] 张宪政. 作物生理研究法 [M]. 北京: 农业出版社, 1992: 150-153.
- [16] FUKUSHIMA A, SHIRATSUCHI H, YAMAGUCHI H, et al. Effects of nitrogen application and planting density on morphological traits, dry matter production and yield of large grain type rice variety Bekooba and strategies for Super High-Yielding rice in the Tohoku region of Japan [J]. Plant Production Science, 2011, 14(1): 56-63.
- [17] 赵步洪, 王朋, 张洪熙, 等. 两系杂交稻扬两优 6 号源库特征与结实特性的分析[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(1): 65-72.
- [18] LIU G L, MEI H W, YU X Q, et al. QTL analysis of panicle neck diameter, a trait highly correlated with panicle size, under well-watered and drought conditions in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Science, 2008, 174(1): 71-77.
- [19] 熊洁, 耿春苗, 丁艳峰, 等. 不同库容量类型杂交早籼稻品种源库结构对垩白的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(19): 3970-3980.
- [20] XING Y Z, ZHANG Q. Genetic and molecular bases of rice yield [J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61: 421-442.

Characteristics of non-structural carbohydrate accumulation and translocation in rice genotypes with various sink-capacity

PAN Jun-feng^{1,2} CUI Ke-hui² XIANG Jing^{2,3} WEI Dong²
WANG Kai² HUANG Jian-liang² NIE Li-xiao²

1. *Rice Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China;*
2. *MOA Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Cultivation (The Middle Reaches of Yangtze River), College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China;*
3. *State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China*

Abstract To study stem non-structural carbohydrate (NSC) accumulation and translocation from stems to grains in rice genotypes with various sink capacity, 127 recombinant inbred lines derived from the cross of Zhenshan 97 × Minghui 63 were planted under field conditions in two years. NSC concentrations and accumulations in stems at three stages (30 days after transplanting, heading date, and maturity), leaf area, diameter and number of vascular bundles in peduncle, and grain yield were investigated. There were large genotypic variations of sink capacity among lines ranging from 289.4 g/m² to 945.4 g/m². Based on sink capacity, all lines were clustered into 6 types including mean sink capacity of 388.0 (A type), 575.3 (B type), 667.3 (C type), 728.4 (D type), 793.4 (E type), and 887.2 (F type) g/m². NSC concentrations and accumulations of the six types at heading stage were significantly higher than those at 30 days of transplanting and maturity. NSC concentrations and accumulations of the types with small sink capacity (A and B types) were generally higher than those of the ones with large sink capacity at 30 days of transplanting. However, they were lower at maturity. At heading stage, the types with large sink capacity had higher NSC accumulations than those with small sink capacity, in spite of insignificant difference in the NSC concentrations. Types with large sink capacity had generally more vascular bundles in peduncle and low source:sink ratio (leaf area per unit sink capacity). Changes in NSC concentrations during the duration from 30 days after transplanting to heading were not significant between the six types. Changes in NSC accumulations increased with the increase of sink capacity. As sink capacity increased, the apparent transferred mass of NSC (ATM_{NSC}) increased. However, the apparent contribution of transferred NSC to grain yield (AC_{NSC}) declined first and increased later. AC_{NSC} was higher for types with large sink capacity, which may be due to the large NSC accumulation before heading. The large ATM_{NSC} during grain filling, the more stem vascular bundles, and the low source:sink ratio. Considering relatively small leaf area per unit sink capacity for types with large sink capacity, increasing leaf area and stem NSC accumulation as source for yield formation might be an approach to obtain high grain yield for genotypes with large sink capacity.

Key words rice; sink capacity; non-structural carbohydrate; accumulation and translocation; recombinant inbred lines