

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2014.04.003

胡钧铭, 江立庚, 徐世宏, 等. 籼稻桂华占、八桂香花后营养器官干物质流转与籽粒灌浆关系[J]. 广西植物, 2014, 34(4): 442–449

Hu JM, Jiang LG, Xu SH, et al. Relationship between post-anthesis dry matter remobilization from culm, leaf in different position and grain growth of *Indica* rice varieties Baguixiang and Guihuazhan[J]. *Guihaia*, 2014, 34(4): 442–449

籼稻桂华占、八桂香花后营养器官 干物质流转与籽粒灌浆关系

胡钧铭^{1,2}, 江立庚², 徐世宏³, 何铁光¹, 李雄进²,
罗维刚², 李忠义¹, 李婷婷¹

(1. 广西农业科学院 农业资源与环境研究所, 南宁 530007; 2. 广西大学 作物栽培与耕作学
重点开放实验室, 南宁 530005; 3. 广西农业技术推广总站, 南宁 530022)

摘要: 以桂华占和八桂香 2 个籼稻品种为材料, 研究籼稻花后不同部位器官物质积累、运转与籽粒生长的动态特征及相互关系。结果表明: (1) 叶、叶鞘、节间干物质流转存在一定差异, 倒 2 叶鞘对籽粒的贡献超过倒 3 叶鞘和倒 1 叶鞘, 倒 3 节间对籽粒的贡献超过倒 2 节间和倒 1 节间; (2) 不同部位籽粒的灌浆速率和拐点粒重呈现 UPG(上部籽粒) > MPG(中部籽粒) > BPG(下部籽粒) 变化趋势, 拐点时间和活跃灌浆时间及持续灌浆时间均呈现 BPG > MPG > UPG 变化规律, UPG 启动早, 灌浆速率大, BPG 的灌浆速率小, 灌浆时间滞后, 籽粒粒重呈现 UPG > MPG > BPG; (3) 叶片、叶鞘及节间干物质运转速度和运转率都与籽粒起始灌浆势呈正相关, 其中器官间与起始灌浆势的相关系数大小表现为节间 > 叶鞘 > 叶片, 不同叶位间与起始灌浆势的相关系数大小表现为倒 2 叶 > 倒 3 叶 > 倒 1 叶, 其中节间干物质运转对籽粒生长的作用大于叶鞘, 叶片干物质运转与籽粒生长的相关性最小。倒 1 节鞘物质输出与 BPG 生长时间上同步, 倒 2 节鞘与 MPG 生长同步, 倒 3 节鞘与 UPG 生长同步。

关键词: 籼稻; 不同部位; 干物质; 流转; 籽粒生长; 相互关系

中图分类号: Q945.18 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2014)04-0442-08

Relationship between post-anthesis dry matter remobilization from culm, leaf in different position and grain growth of *Indica* rice varieties Baguixiang and Guihuazhan

HU Jun-Ming^{1,2}, JIANG Li-Geng², XU Shi-Hong³, HE Tie-Guang¹,
LI Xiong-Jin², LUO Wei-Gang², LI Zhong-Yi¹, LI Ting-Ting¹

(1. *Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Agricultural Resources and Environment Institute*, Nanning 530007, China;
2. *Key Laboratory of Crop Cultivation and Farming System, Guangxi University*, Nanning 530005, China;
3. *General Station of Agricultural Technology Service of Guangxi*, Nanning 530022, China)

Abstract: Field experiments were conducted to investigate carbon and nitrogen accumulation & translocation and grain growth after flowering with two *indica* rice Baguixiang and Guihuazhan as material in 2008 and 2009. The main results are as follows. (1) There were some differences in post-anthesis dry matter remobilization among leaves blade, sheath

收稿日期: 2014-05-28 修回日期: 2014-06-30

基金项目: 国家自然科学基金(30560066); 农业部农业环境重点实验室开放基金(KLA E201407); 广西自然科学基金(0832008Z); 广西研究生教育创新计划项目(2009105930901D010); 广西农业科学院科技发展基金(2012YZ21, 2014 YZ31)。

作者简介: 胡钧铭(1974-), 男, 江苏宿迁人, 博士, 主要从事农业有机资源利用与生境调控研究, (E-mail) jmhu06@126.com。

and internode of the quality rice in different positions. The contribution of the second leaf sheath from top (SS) to the grain was greater than the first leaf sheath from top (FS) and the third leaf sheath from top (TS) and the contribution of the third internode from top (TI) to the grain was more than the first internode from top (FI) and the second internode from top (SI); (2) Differences of the grain in various parts were presented in grain filling rate and initial grain filling potential. Filling rate and grain weight at the inflexion point claimed as: UPG (upper position grains) > MPG (middle position grains) > BPG (basal position grains). Upper position grain showed earlier initial filling potential, higher filling time rate while lower position grain lower filling rate, lagging filling time, and grain weight showed UPG > MPG > BPG; (3) Dry matter translocation rate and efficiency of leaf blade and sheath and internode post-anthesis were proportional to grain were correlated with initial grain filling potential. The correlation between organs and grain initial were displayed as follows: internode > leaf sheath > leaf, and the correlation coefficients in different parts showed inverted 2 from top > 3 from top > 1 from top. The effect of dry matter remobilization of internode on grain growth was much more than leaf sheath, and least of leaves. The first internode from top and lower position grain growth occurred with synchronicity. The same case happened to the second internode from top and the middle position grain, the third internode from top and basal position grain.

Key words: *Indica* rice; different position; dry matter; remobilization; grain growth; relationships

植物营养器官与生殖器官相互制约表现在对营养物质的争夺上,营养物质过多地供应营养器官,导致营养生长过旺,推迟生殖生长或生殖器官发育不良;营养物质过多供应生殖器官,会导致生殖生长过旺,器官生长量或光合能力下降,叶片过早衰老和死亡(凌启鸿等,2001;魏道智等,1998)。因此,合理调节营养器官与生殖器官生长,使两者相互协调生长在作物生产中十分重要。水稻抽穗后,茎秆后期一般能保持有3~4片功能叶,上部3~4片功能叶、茎鞘处于冠层的顶部,与籽粒空间距离近,其茎叶中储存物质向穗部运转成为籽粒生长的重要物质来源(江立庚等,2004;Jiang *et al.*, 2005;刘奇华等,2006)。茎鞘由茎和鞘两部分组成,二者在功能和物质流转存在一定差异,上下不同节间、鞘位形成的时间及物质积累差异造成了花后营养物质再流转的差异(吉田昌一,1983),不同节间位茎叶、叶鞘与节间的物质转运与输出不同步。同理,不同部位籽粒的生长也不同步,即强势籽粒的生长优先于弱势籽粒(王余龙等,1995;程旺大等,2003)。由此推断,不同节间位茎叶的物质运转和输出对不同部位籽粒生长的影响不同,即不同节间位茎叶的物质运转与不同部位籽粒的生长之间存在某种序列对应关系,但这种关系尚需进一步深入研究。

长期以来,水稻生产上往往重视产量的提高,导致产量与品质不协调,高产与优质矛盾突出(Peng, 2007;史鸿儒等,2008),南方籼稻品质亟待改善与提高(冯建成等,2008)。水稻品质优劣与籽粒生长过程紧密相联,籽粒生长过程与茎鞘、叶花后营养物质

流转密不可分(敖和军,2008;殷春渊等,2013)。花后营养物质供应多寡及生理差异不同步势必造成籽粒间异步生长和米质形成差异。为此,在前期研究基础上(胡钧铭等,2009,2010),选取优质常规籼稻品种桂华占、八桂香,以单茎为取样材料,研究籼稻不同节部的花后叶片、叶鞘和节间干物质流转与籽粒生长动态的相关性,进一步阐明水稻花后干物质流转对籽粒生长及稻米品质形成的影响,以期为优质稻育种栽培调控提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验地点、时间与材料

试验于2007—2010年,以常规籼稻桂华占、八桂香为材料,在广西大学农学院实验农场进行。八桂香株高100~110 cm,株型适中,叶片稍长微披,主茎总叶片数18~20,伸长节间数6~7,穗粒数100~110粒,结实率75%~80%,千粒重20~26 g,产量5.8~6.5 t/hm²,生育期115~125 d,米粒细长,长宽比3.4,直链淀粉适中,米质优,香味浓。桂华占株高95~105 cm,株形适中,叶片细直,主茎总叶片数15~17,伸长节间数5~6,穗粒数180~191粒,结实率80%~85%,千粒重18~20 g,产量6.0~6.7 t/hm²,生育期110~120 d,桂华占谷粒细长,长宽比3.2,直链淀粉含量12.2%,米质优。2007—2008年稻田土壤主要理化特性为pH6.45,全氮1.78 g/kg,碱解氮134.29 mg/kg,速效磷35.90 mg/kg,速效钾22.41 mg/kg,有机质22.6 g/kg。2009—

2010 年土壤主要理化特性为 pH6.35, 全氮 1.65 g/kg, 碱解氮 114.50 mg/kg, 速效磷 26.98 mg/kg, 速效钾 29.58 mg/kg, 有机质 28.8 g/kg。

1.2 试验设计

采取随机区组试验设计, 3 次重复。小区面积 36 m², 小区四周作高 30 cm、宽 20 cm 田埂, 田埂盖上塑料薄膜并入土 20 cm 防止水肥渗漏流失。重复间留 60 cm 走道便于田间操作和调查。采取水育秧苗, 大田耙田后密度控制在 30 cm×12 cm, 4.5 叶人工栽插。肥料运筹为尿素 456 kg/hm²、磷酸钙 456 kg/hm²、氯化钾 225 kg/hm², 磷肥全部作基肥一次施用, 氮肥 50% 作基肥, 30% 作分蘖肥, 20% 作穗肥施用, 钾肥的 60% 作基肥, 40% 作分蘖肥, 其中基肥在栽插前 1~2 d 结合整田施入, 分蘖肥在栽插 7~8 d 施入, 穗肥在拔节孕穗阶段施入(50% 剑叶全部露出叶鞘), 其他田间管理同常规稻大田生产。

1.3 测定指标及方法

抽穗期(50% 稻穗顶小穗露出剑叶叶鞘)每小区标记同期抽穗长势一致单茎 400~500 个, 自标记当天开始, 每 3 d 取 1 次样, 总计 11 次。每次取 45 个单茎, 分成茎、叶、穗三部分。其中叶按照自剑叶向下, 分为倒 1 叶、倒 2 叶、倒 3 叶、余叶 4 个部分; 茎部自穗起自上而下自节间位分开, 分倒 1 茎、倒 2 茎、倒 3 茎、余茎四部分, 再将单茎间按叶鞘和节间分别剥离, 即叶鞘由倒 1 鞘、倒 2 鞘、倒 3 鞘、余鞘 4 个部分组成; 节间由倒 1 节间、倒 2 节间、倒 3 节间、余节间 4 个部分组成。105 °C 下杀青 0.5 h 后, 80

°C 下烘干至恒重后称量。籽粒部分, 随机取其中代表性 5 穗, 每穗由上向下分成三部分, 即上部粒(UPG, upper position grains)、中部粒(MPG, middle position grains)和下部粒(BPG, basal position grains), 每个部分取一次枝梗粒 20 粒; 前 6 期采取人工徒手剥除颖壳, 第 7 期起用糙米机进行脱糙, 将糙米称重, 用于分析籽粒灌浆动态。

1.4 数据处理

花后干物质转运率(Post-DMRR)为单株同化物(20% 干物质积累用于植株自身呼吸消耗)表现转运量占花前积累量的百分比。花后干物质日流动速度(DRRDM)为花后单株(茎鞘、叶)物质积累量日变化量。籽粒灌浆动态采用 Richards 方程模拟(顾世梁等, 2001)。数据通过软件 SPSS(13.0)、DPS 7.55(Data Processing System)、Curvr Expert1.3 和 Microsoft Excel 2003 进行处理、统计分析和制图, 用 SSR(Duncan)法测验显著性。

2 结果与分析

2.1 籼稻花后不同部位干物质动态流转特征

2.1.1 叶片干质量动态流转特征 从图 1 看出, 籼稻花后不同部位叶片, 花后倒 1 叶干物质质量几乎没有输出一直呈积累状, 其余叶片干质量均呈下降趋势, 花后倒 2 叶和倒 3 叶干物质质量一直呈输出状, 倒 3 叶和余叶干质量下降幅度较大, 上 3 叶不同叶片间干物质输出率呈倒 3 叶>倒 2 叶>倒 1 叶。

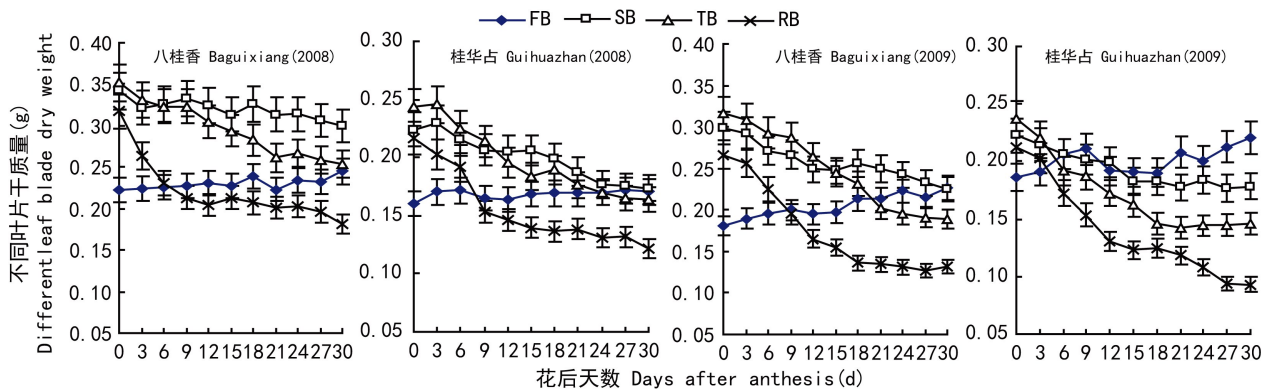


图 1 籼稻花后不同部位叶片干质量动态变化 FB, 倒 1 叶; SB, 倒 2 叶; TB, 倒 3 叶; RB, 余叶。

Fig. 1 Dynamics of dry matter of different leaf blade after anthesis of different *Indica* rice FB, the first leaf sheath from top; SB, the second leaf sheath from top; TB, the third leaf sheath from top; RB, the residual leaf sheath from top.

2.1.2 不同叶鞘干质量流转特征 从图 2 看出, 籼稻花后不同叶鞘干质量, 除余鞘一直呈下降状, 其余叶鞘干质量花后 9~12 d 呈下降趋势, 花后 12 d 后则

回升状, 倒 2 叶鞘的干质量回升幅度超过倒 3 叶鞘和倒 1 叶鞘。同一时间内叶鞘干物质输出率呈: 余鞘>倒 3 叶鞘>倒 2 叶鞘>倒 1 叶鞘, 上部 3 叶鞘

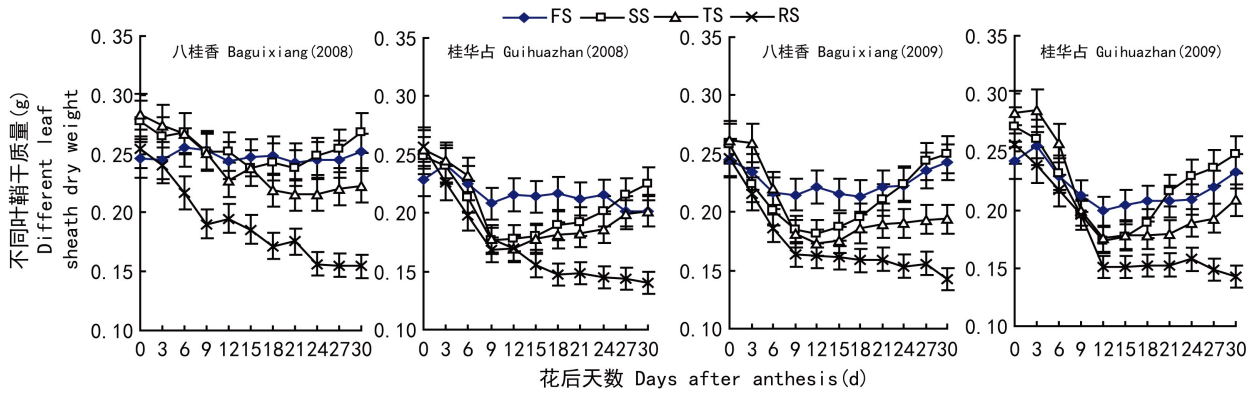


图2 籼稻花后不同部位叶鞘干质量动态变化 FS. 倒1叶鞘; SS. 倒2叶鞘; TS. 倒3叶鞘; RS. 余鞘。

Fig. 2 Dynamics of dry matter of different leaf sheath after anthesis of different *Indica* rice FB. the first leaf sheath from top; SB. the second leaf sheath from top; TB. the third leaf sheath from top; RB. the residual leaf sheath from top.

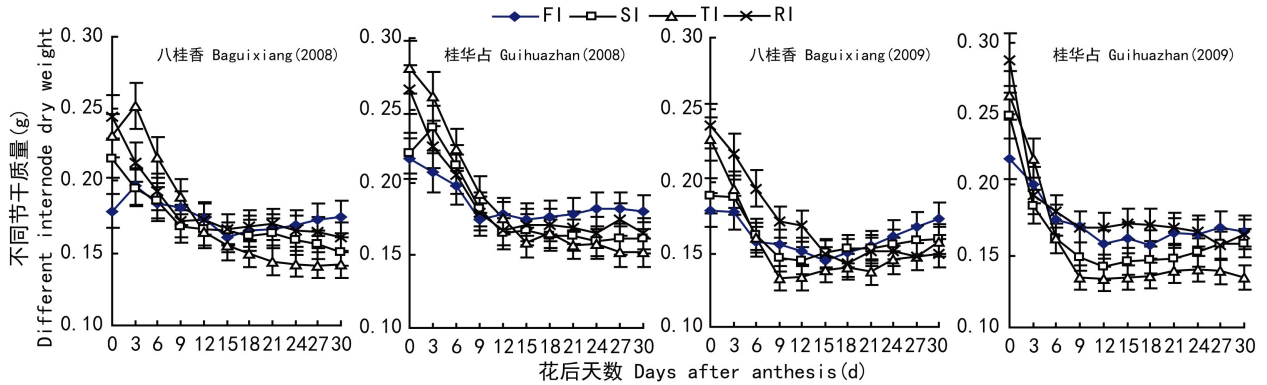


图3 籼稻花后不同部位节间干质量动态变化 FI. 倒1节间; SI. 倒2节间; TI. 倒3节间; RI. 余节间。

Fig. 3 Dynamics of dry matter of different leaf blade after anthesis of different *Indica* rice FI. the first internode from top; SI. the second internode from top; TI. the third internode from top; RI. the residual internode from top.

干物质输出在花后 18 d 前后达到最大值,而后叶鞘干物质出现再积累叶鞘干物质表观输出率呈减小,倒1叶鞘减少幅度达 1.17%~11.78%,倒2叶鞘减少幅度达 8.97%~21.84%,倒3叶鞘减少幅度达 1.44%~10.62%,回升幅度倒2叶鞘>倒1叶鞘>倒3叶鞘。

2.1.3 不同节间干质量流转特征 从图3看出,花后不同节间干质量均呈下降趋势,其中花后 12~15 d 快速下降,之后茎节间干质量再增加,不同茎节间干物质后期表现出倒1节间>倒2节间>倒3节间。花后同一时间内节间干物质输出率呈倒3节间>倒2节间>倒1节间,上部3节间干物质输出在花后 18 d 前后达到最大值,而后其干物质出现再积累,上3节间干物质表观输出率呈减小,再积累幅度为倒1节间>倒2节间>倒3节间。

2.2 籼稻不同叶片、叶鞘、节间干物质流转与籽粒生长器官间相关性

2.2.1 不同部位籽粒模拟生长特征参数 从表1看

出,各品种的拟合度都在 0.99 以上,达极显著水平,表明所建立的模拟方程对表达籽粒灌浆过程是可靠的。从表2结果发现,不同部位籽粒的灌浆速率呈现 UPG>MPG>BPG 变化趋势,拐点时间和活跃灌浆时间及持续灌浆时间均呈现 BPG>MPG>UPG 变化规律。

2.2.2 不同叶片、叶鞘、节间干物质流转与不同部位籽粒生长的相关性分析 表2结果表明,花后叶片、叶鞘及节间干物质运转速度和运转率都与籽粒起始灌浆势呈正相关,其中不同器官间干物质运转速度和运转率与籽粒起始灌浆势的相关系数大小表现为节间>叶鞘>叶片,节间和叶鞘干物质运转速度和运转率与籽粒灌浆特性参数的大部分相关系数达到了显著水平。同时也发现,不同部位的叶片、叶鞘、节干物质再运转的速度及运转率与起始灌浆势的相关系数除不同节位外,相关系数大小都呈现倒2>倒3>倒1。

表 1 不同部位籽粒灌浆 Richards 模拟方程
Table 1 Simulation equation of Richards of different position grains

品种 Cultivars	处理 Treatment		模拟方程 $W = A / (1 + Be^{-kt})^{1/N}$ Simulation equation	决定系数 R^2
八桂香 Baguixiang	2008	UPG	$W = 18.11121 / (1 + 0.161522e^{-0.306707t})^{39.76249}$	0.99 **
		MPG	$W = 17.14636 / (1 + 0.874733e^{-0.274419t})^{11.85415}$	0.99 **
		BPG	$W = 15.49217 / (1 + 3.741135e^{-0.247175t})^{7.882837}$	0.98 **
	2009	UPG	$W = 17.23418 / (1 + 0.226777e^{-0.444729t})^{20.28874}$	0.99 **
		MPG	$W = 15.50066 / (1 + 4.517629e^{-0.404413t})^{4.370788}$	0.99 **
		BPG	$W = 13.61015 / (1 + 36.38552e^{-0.353869t})^{7.882837}$	0.99 **
桂华占 Guahuazhan	2008	UPG	$W = 21.79873 / (1 + 0.124456e^{-0.267399t})^{29.51604}$	0.98 **
		MPG	$W = 19.05775 / (1 + 0.493802e^{-0.289689t})^{20.86245}$	0.99 **
		BPG	$W = 16.72412 / (1 + 3.185439e^{-0.236113t})^{8.21468}$	0.98 **
	2009	UPG	$W = 17.36745 / (1 + 0.085692e^{-0.283824t})^{39.75229}$	0.99 **
		MPG	$W = 15.9365 / (1 + 0.474345e^{-0.257401t})^{13.7267}$	0.99 **
		BPG	$W = 15.12177 / (1 + 3.109619e^{-0.249798t})^{5.544454}$	0.99 **

表 2 籼稻不同部位籽粒灌浆的特征参数
Table 2 Parameters for grains filling in different position grains

品种 Cultivars	处理 Treatment	起始灌浆势 GR_0 ($mg \cdot d^{-1}$)	最大灌浆速率 GR_{max} ($mg \cdot d^{-1}$)	拐点时间 T_{poi} (d)	拐点粒重 W_{poi} (mg)	活跃灌浆时间 D (d)	持续灌浆时间 T_{99} (d)	平均灌浆速率 V_g ($mg \cdot d^{-1}$)	
八桂香 Baguixiang	2008	UPG	0.080	2.018	6.064	6.746	13.206	21.062	0.860
		MPG	0.015	1.661	8.523	6.565	15.191	25.285	0.678
		BPG	0.001	1.325	13.691	6.043	17.209	32.299	0.480
	2009	UPG	0.455	2.752	3.432	6.493	9.216	13.775	1.251
		MPG	0.013	2.073	7.376	6.299	11.022	18.748	0.827
		BPG	0.001	1.667	15.991	5.309	12.021	28.989	0.469
桂华占 Guahuazhan	2008	UPG	0.597	2.109	4.866	8.153	15.212	22.069	0.988
		MPG	0.009	1.984	8.051	7.176	14.139	23.930	0.796
		BPG	0.001	1.370	13.826	6.509	17.972	33.306	0.502
	2009	UPG	0.232	1.847	5.445	6.548	13.915	21.145	0.826
		MPG	0.088	1.456	7.279	6.070	16.106	25.149	0.634
		BPG	0.053	1.299	10.921	6.473	15.616	23.910	0.569

GR_0 : initial grain filling potential; GR_{max} : maximum grain filling rate; T_{poi} : the time reaching the inflexion point; W_{poi} : grain weight at the inflexion point; D: active filling period; T_{99} : active grain filling duration; V_g : mean grain filling rate.

籽粒最大灌浆速率与叶片干物质运转速度和运转率呈正相关,其中与运转速率相关性达显著和极显著水平,其相关性以倒 1 叶最大,倒 2 叶次之,倒 3 叶最小。籽粒最大灌浆速率与叶鞘和节间干物质运转速度和运转率呈负相关。花后叶、叶鞘、节间的干物质运转速度和运转率与活跃灌浆期呈正相关,其相关性以叶片最大,叶鞘次之,节间的最小。不同叶位间比较,其相关性以倒 1 叶最大,倒 2 叶次之,倒 3 叶的相关性最小。

2.3 籼稻花后不同叶鞘、节间物质流转与不同部位籽粒生长时间同步对应关系

由图 4 可知,花后 0~3 d 倒 1、2 节间、叶鞘干物质还处于物质积累阶段,而倒 3 节间、叶鞘干物质则处于最先输出阶段,此时物质输出速率最大,本来节间一直处于物质积累的器官现在转化为输出器官,那么植株体内一定存在更需要营养物质需求的

部位。0~3 d 穗部的上部籽粒正处于快速灌浆启动阶段,灌浆速率急剧升高,营养物质除来自花后光合物质,不足部分来自倒 3 节间、叶鞘物质输出,且倒 3 节间、叶鞘物质输出与上部籽粒灌浆速率同步达到峰值,存在较好的同步物质输出与输入的对应关系。

中部籽粒生长比上部籽粒滞后,当其达到灌浆速率高峰期时(花后 6~9 d),上部籽粒的灌浆速率低于中部籽粒,下部籽粒处于启动阶段,对营养物质的争夺相对弱势,倒 2 节间、叶鞘物质正处于高位快速输出阶段,虽然倒 3 节间、叶鞘此时也有输出,但其输出速率低于倒 2 节鞘,从器官物质输出和输入对应关系来看,倒 2 节间、叶鞘物质输出与中部籽粒灌浆速率同步时间达到峰值;同理,倒 1 节间、叶鞘物质输出与下部籽粒灌浆速率同步达到峰值存在较好的时间同步对应关系。

表 3 花后茎叶干物质转运与灌浆特征参数的相关系数

Table 3 Correlation coefficients between the filling parameters and dry matter transformation after anthesis

参数 P1	年份 Y	部位 P2	起始灌浆势 GR ₀			最大灌浆速率 GR _{max}			活跃灌浆期 D		
			叶片 L	叶鞘 S	节间 I	叶片 L	叶鞘 S	节间 I	叶片 L	叶鞘 S	节间 I
运转速度 DMDR	2007—2008	F	0.195	0.291	0.321	0.742 *	-0.593	-0.459	0.895 * *	0.572	0.314
		S	0.495	0.644 *	0.820 * *	0.608	-0.467	-0.607	0.778 * *	0.417	0.215
		T	0.478	0.621	0.622	0.544	-0.353	-0.771 * *	0.495	0.297	0.188
	2009—2010	F	0.474	0.617	0.779 * *	0.621	-0.603	-0.514	0.708 *	0.402	0.254
		S	0.594	0.773 * *	0.752 *	0.603	-0.489	-0.635	0.678 *	0.411	0.265
		T	0.573	0.745 *	0.746 *	0.534	-0.395	-0.784 * *	0.510	0.357	0.243
运转速率 DMTE	2007—2008	F	0.553	0.565	0.385	0.870 * *	-0.702	-0.569	0.985 * *	0.591	0.345
		S	0.693 *	0.708 *	0.984 * *	0.868 * *	-0.516	-0.671 *	0.856 * *	0.514	0.381
		T	0.669 *	0.683 *	0.746 *	0.709 *	-0.437	-0.912 * *	0.545	0.327	0.191
	2009—2010	F	0.664 *	0.678 *	0.935 * *	0.891 * *	-0.702 *	-0.577	0.779 * *	0.467	0.280
		S	0.832 * *	0.850 * *	0.902 * *	0.957 * *	-0.563	-0.732 *	0.746 *	0.447	0.268
		T	0.803 * *	0.820 * *	0.895 * *	0.691 *	-0.444	-0.913 * *	0.560	0.336	0.202

Note: P1: parameters; P2: part; Y: year; L: Leaf blade; S: sheath; I: internode. * and * * indicate significant difference at 5% and 1% probability.

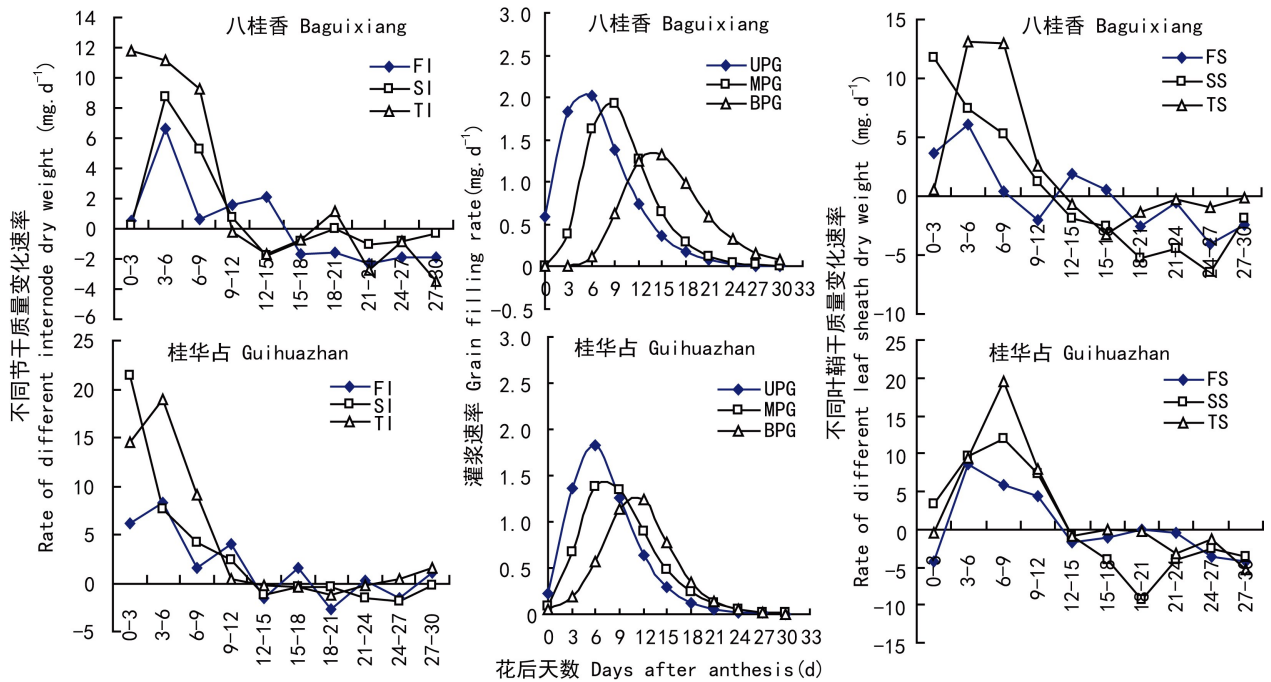


图 4 不同叶鞘、节间干质量变化速率与不同部位籽粒灌浆的同步性

Fig. 4 Synchronization between rate of different leaf sheath and internode dry matter weight and grain filling & growth

3 讨论

3.1 营养器官物质流转及籽粒生长的关系

水稻籽粒生长的营养分配是基质供应、运输和利用等过程行为的结果(Dordas, 2009)。张洪松等(1995)认为干质生产优势在抽穗前。马均等(2003)和敖和军等(2008)认为干物质生产积累优势在抽穗后。林贤青等(2001)和赵全志等(2001)认为干物质生产“两段依存型”，依靠前后两段时间物质转运。

本研究表明，倒 2 叶鞘干物质流转对籽粒的贡献超过倒 3 叶鞘和倒 1 叶鞘，倒 3 节间对籽粒的贡献超过倒 2 节间和倒 1 节间，不同叶片间干物质流转对籽粒的贡献上倒 3 叶片 > 倒 2 叶片 > 倒 1 叶片。不同部位籽粒的灌浆速率、拐点粒重、籽粒粒重呈现 UPG > MPG > BPG 变化趋势，拐点时间和活跃灌浆时间及持续灌浆时间均呈现 BPG > MPG > UPG 变化规律。因此，籼稻产量高低及品质差异不仅是籽粒生长本身的差异，还应该与茎鞘、叶花后碳氮物质流转能力差异密切相关。

3.2 营养器官物质流转与籽粒品质形成关系

当水稻植株开花后,由于不同器官间对营养物质需求的不同而导致体内营养物质重新分配流动转移,以此满足籽粒生长的代谢平衡(王余龙等,1995; Akihiro, *et al.*, 2005)。本研究表明,优质稻花后叶、叶鞘、节间干物质流转与籽粒生长器官部位间存在密切相关,叶片、叶鞘及节间干物质运转速度和运转率都与籽粒起始灌浆势呈正相关,其中器官间与起始灌浆势的相关系数大小表现为节间>叶鞘>叶片。不同部位间与起始灌浆势的相关系数大小表现为倒2叶片>倒3叶片>倒1叶片,其中节间干物质运转对籽粒生长的作用大于叶鞘,叶片干物质运转与籽粒生长的相关性最小。

籽粒生长过程中营养物质供应多寡及生理差异不同步势必造成籽粒间异步生长和米质形成差异。籽粒生长前期,上部籽粒启动早,灌浆迅速、速率大,此时叶片光合及转运物质不能完全满足籽粒生长所需的营养物质,由于作物本身的自适应调节,此时贮藏在茎鞘内物质转为一个重要的营养物质来源;相反,籽粒生长后期,下部籽粒生长滞后,灌浆速率小,所需的营养物质相对要少,上部功能叶光合物质多余部分供应叶鞘、节间出现再积累现象,说明茎鞘物质转运对上部籽粒贡献的关键期在花后12~18 d。程方民等(2001)研究表明花后前期20 d是水稻品质形成的关键期,叶鞘、节间再流转物质对促进上部籽粒生长及改善稻米品质具有重要作用。

生产上,水稻分蘖期顶端优势弱,分蘖节间上可多次长出分蘖,进入拔节间期后,顶端优势增强主茎上不再长分蘖,对于优质稻分蘖多,后期的分蘖大多是无效分蘖,如果能采取一定措施,增强顶端优质抑制后期无效分蘖保持茎秆持续旺盛生长,使更多物质积累在叶鞘、节间内便于优质稻上、中部粒粒重提高和品质改善。

3.3 营养器官物质流转与籽粒生长时间对应关系

本研究表明,籼稻花后叶、叶鞘、节间干物质流转与籽粒灌浆生长时间上存在同步对应相关性。倒1节鞘物质输出与下部籽粒生长同步,倒2节鞘与中部籽粒生长同步,倒3节鞘与上部籽粒生长同步。籼稻上部倒3节鞘的物质流转对上部籽粒生长贡献大于中部和下部籽粒,籼稻上部倒2节间鞘同化物流转对中部籽粒生长贡献大于倒3及倒1节鞘。由于倒1节鞘物质输出相对较少,因此下部籽粒大部分的营养供应来源与上部功能叶。籽粒最大灌浆速

率与叶片干物质运转速率相关性达显著水平,花后叶、叶鞘、节间的干物质运转速度和运转率与活跃灌浆期呈正相关,其相关性以叶片最大,且以倒1叶最大。说明叶的花后光合物质流转尤其是上部叶在优质稻籽粒生长中的重要作用。由于下部籽粒生长灌浆启动期滞后,灌浆速率小,灌浆期短,后期功能叶活性下降,致使下部籽粒生长物质来源受限,灌浆充实不良,造成空粒瘪谷发生,籽粒粒重变低,产量下降品质变劣。因此维持后期上部功能叶、促进下部籽粒灌浆充实,对提高粒重具有重要的现实意义。

4 结论

籼稻花后叶片、叶鞘、节间干物质流转及不同部位籽粒生长不仅存在一定差异,而且彼此之间存在密切相关,这种相关性一方面存在不同器官、部位间相关性,另一方面存在物质输出与输入时间上存在同步相关性,即倒1节鞘物质输出与下部籽粒生长快速灌浆时间上同步,倒2节鞘与中部籽粒生长同步,倒3节鞘与上部籽粒生长同步。

参考文献:

- Akihiro T, Mizuno K, Fujimura T. 2005. Gene expression of ADP-glucose pyrophosphorylase and starch contents in rice cultured cells are cooperatively regulated by sucrose and ABA[J]. *Plant Cell Physiol*, **46**: 937-946
- Ao HJ(敖和军), Wang SH(王淑红), Zou YB(邹应斌), *et al.*. 2008. Study on yield stability and dry matter characteristics of super hybrid(超级杂交稻干物质生产特点与产量稳定性研究)[J]. *Sci Agric Sin*(中国农业科学), **41**(7): 1 927-1 936
- Cheng FM(程方民), Zhong LJ(钟连进). 2001. Variation of rice quality traits under different climate conditions and its main affected factors(不同气候生态条件下稻米品质性状的变异及主要影响因子分析)[J]. *J Chin Rice Sci*(中国水稻科学), **15**(3): 187-191
- Cheng WD(程旺大), Zhang GP(张国平), Yao HG(姚海根), *et al.*. 2003. Studies on the grain-filling properties of compact panicle type of rice(密穗型水稻品种的籽粒灌浆特性研究)[J]. *Acta Agron Sin*(作物学报), **29**(6): 841-846
- Dordas C. 2009. Dry matter, nitrogen and phosphorus accumulation, partitioning and remobilization as affected by N and P fertilization and source-sink relations[J]. *Eur J Agron*, **30**: 129-139
- Feng JC(冯建成), Guo FT(郭福泰), Zhao YP(赵轶鹏). 2008. Study on the characteristics of good quality early indica rice varieties(优质早籼稻品种的性状研究)[J]. *Chin Agric Sci Bull*(中国农学通报), **24**(4): 211-215
- Gu SL(顾世梁), Zhu QS(朱庆森), Yang JC(朱庆森), *et al.*. 2001. Analysis on grain filling characteristics for different rice types(不同水稻材料籽粒灌浆特性的分析)[J]. *Acta Agron*

- Sin*(作物学报), **27**(1):7-14
- Hu JM(胡钧铭), Jiang LG(江立庚), Lü YC(吕永成). 2009. Evaluation of grain quality of different sowing date *India* rice based on grey correlation mode(基于灰色模型对不同播期优质籼稻品质评价)[J]. *J Huazhong Agric Univ*(华中农业大学学报), **28**(2):125-129
- Hu JM(胡钧铭), Jiang LG(江立庚), Zeng K(曾可), et al. 2010. Research on dry matter translocation characteristics of different spike type of the high quality indica rice after anthesis(不同粒型优质稻花后干物质流转特性研究)[J]. *J Huanan Agric Univ*(华南农业大学学报), **31**(1):1-5
- Jiang LG, Dong DF, Gan XQ, et al. 2005. Photosynthetic efficiency and nitrogen distribution under different nitrogen management and relationship with physiological N-use efficiency in three rice genotypes[J]. *Plant & Soil*, **271**:321-328
- Jiang LG(江立庚), Cao WX(曹卫星), Gan XQ(甘秀琴), et al. 2004. Nitrogen uptake and utilization under different nitrogen management and influence on grain yield and quality in rice(不同施氮水平对南方早稻氮素吸收利用及其产量和品质的影响)[J]. *Sci Agric Sin*(中国农业科学), **37**(4):490-496
- Lin XQ(林贤青), Wang YQ(王雅芬), Zhu DF(朱德峰), et al. 2001. The non-structural carbohydrate of the stem and sheath in relation to the panicle characteristics in rice(水稻茎鞘非结构性碳水化合物与穗部性状关系的研究)[J]. *J Chin Rice Sci*(中国水稻科学), **15**(2):155-157
- Ling QH(凌启鸿). 2000. Quality of Crop Population(作物群体质量)[M]. Shanghai(上海): Shanghai Scientific and Technical Publishers(上海科学技术出版社):42-216
- Liu QH(刘奇华), Li T(李天), Zhang JJ(张建军). 2006. Effects of early stage shading on function leaf growth at grain-filling stage and on grain quality of rice(生育前期遮光对水稻后期功能叶生长及 稻米品质的影响)[J]. *J Chin Ecol Chin*(生态学杂志), **25**(10):1 167-1 172
- Ma J(马均), Zhu QS(朱庆森), Ma WB(马文波), et al. 2003. Studies on the photosynthetic characteristics and accumulation and transformation of assimilation product in heavy panicle type of rice(重穗型水稻光合作用, 物质积累与运转的研究)[J]. *Sci Agric Sin*(中国农业科学), **36**(4):375-381
- Peng SB. 2007. Challenges for rice production in China[J]. *Rice Today*, (11-12):38
- Shi HR(史鸿儒), Zhang WZ(张文忠), Xie WX(解文孝), et al. 2008. Analysis of matter production characteristics under different nitrogen application patterns of japonica super rice in North China(不同氮肥施用模式下北方粳型超级稻物质生产特性分析)[J]. *Acta Agron Sin*(作物学报), **34**(11):1 985-1 993
- Shouchi Y(吉田昌一). 1983. Fundamentals of Rice Crop Science(稻作科学原理)[M]. Li BC(厉葆初译). Hangzhou(杭州): Zhejiang Science Technology Press(浙江科学技术出版社), 59-75
- Wang YL(王余龙), Yao YL(姚友礼) Li TY(李芸云), et al. 1995. Ripening abilities of spikelets on different positions of panicle in rice(*Oryza ariva* L.)(水稻不同粒位籽粒的结实能力)[J]. *Acta Agron Sin*(作物学报), **21**(4):434-441
- Wei DZ(魏道智), Dai XB(戴新宾), Xu XM(许晓明), et al. 1998. Several hypotheses on the mechanism of the plant leaf senescence(植物叶片衰老机理的几种假说)[J]. *Guihaia*(广西植物), **18**(1):89-96
- Yin CY(殷春渊), Yang HX(杨海霞), Du YX(杜彦修), et al. 2013. Difference of bleeding intensity in different parts of rice plant and its relationship with grain plumpness(水稻不同部位伤流强度的差异及其与籽粒充实的关系)[J]. *Acta Agron Sin*(作物学报), **39**(1):153-163
- Zhang HC(张洪松), Tadato S(岩田忠寿), Sato B(佐藤勉). 1995. Comparison of matter production and nutrition characteristics for *Janponica hybrid* rice and conventional rice(粳型杂交稻与常规稻的物质生产及营养特性的比较)[J]. *Southwest Chin J Agric Sci*(西南农业学报), **8**(4):11-16
- Zhao QZ(赵全志), Huang PS(黄丕生), Ling QH(凌启鸿). 2001. Relations between canopy apparent photosynthesis and store matter in stem and sheath between and yield and nitrogen regulations in rice(水稻群体光合速率和茎鞘贮藏物质与产量关系的研究)[J]. *Sci Agric Sin*(中国农业科学), **34**:304-310
- Xu GW(徐国伟), Duan Y(段骅), Wang ZQ(王志琴), et al. 2009. Effect of wheat residue application on physical and chemical characters and enzymatic activities in soil(麦秸还田对土壤理化性质及酶活性的影响)[J]. *Sci Agric Sin*(中国农业科学), **42**(3):926-933
- Xu MG, Zhang JQ, Wen SL. 1997. The fertilizer effects and fertilization of herbage in red soil hilly regions of Southern China[J]. *Prat Sci*, **14**(6):21-23
- Zhang CX(张成霞), Nan ZB(南志标). 2010. Research progress on effects of grazing on physical and chemical characteristics of grassland soil(放牧对草地土壤理化特性影响的研究进展)[J]. *Acta Pratac Sin*(草业学报), **19**(4):204-211
- Zhang ZQ(张志强), Sun CQ(孙成权), Wu XN(吴新年), et al. 2000. On ecological protection, ecological construction and sustainable development of south Gansu plateau(论甘南高原生态建设与可持续发展战略)[J]. *Pratac Sci*(草业科学), **17**(5):59-64
- Zheng HX(郑海霞), Qia S(齐莎), Zhao XR(赵小蓉), et al. 2008. Characters of soil particulate organic matter under five year application of N fertilizer and sheep manure in *Leymus Chinenensis* grassland of Inner Mongolia(连续 5 年施用氮肥和羊粪的内蒙古羊草草原土壤颗粒状有机质特征)[J]. *Sci Agric Sin*(中国农业科学), **41**(4):1 083-1 088
- Zhou H, Zhou L, Zhao X, et al. 2006. Stability of alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Chin Sci Bull*, **51**(3):320-327
- Zhou HK(周华坤), Zhao XQ(赵新全), Zhou L(周立), et al. 2005. A study on correlations between vegetation degradation and soil degradation in the alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau(青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究)[J]. *Acta Pratac Sin*(草业学报), **14**(3):31-40

(上接第 472 页 Continue from page 472)