

杂交水稻结实率的研究

段俊 梁承邨 黄毓文 刘鸿先

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 对杂交水稻和常规水稻在结实期间剑叶和谷粒中的蔗糖含量的变化, 穗上不同部位的结实情况, 实粒率和千粒重的动态变化以及它们之间的关系, 结实率对有机营养供应变化的反应等方面进行了比较研究。结果表明, 杂交水稻结实率较低主要是由于穗的中、下部尤其是穗下部出现较多的秕粒造成的; 与常规水稻比较, 杂交水稻在灌浆的前中期, 剑叶和籽粒中的蔗糖含量高, 籽粒增重快, 后期则相反; 穗上部和下部的结实率和千粒重皆差异大; 在实粒增加过程中, 千粒重与常规水稻相同时, 实粒率低, 在灌浆后期, 实粒率对有机营养应给的变化较敏感, 早、晚季及“库”“源”关系变化时, 结实率和千粒重的变化幅度大。本文还对杂交水稻结实率较低和较不稳定的原因进行了探讨。

关键词 杂交水稻; 结实率; 千粒重; 蔗糖

STUDIES ON SEED SETTING PERCENTAGE OF HYBRID RICE

Duan Jun Liang Chengye Huang Yuwen Liu Hongxian

(*South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650*)

Abstract One cultivar (Teqing) and 3 hybrids (W6154s/Teqing, Weiyou 64 and Yayou II) were used to study the changes of sucrose content in the flag leaf and grains, the seed setting percentage and grain dry weight, the grain weight in relation to the plump grain percentage, and the effect of organic nutrient on seed setting. The results indicated that seed setting percentage of hybrid rice was affected mainly by the number of imperfect grains in the middle and lower spikelet branches, especially by that in lower branches. In comparison with conventional rice, in hybrid rice, the sucrose contents in flag leaf and grains were high and the grain weight increased rapidly at early stage of grain filling, while those were lower and slowly at late stage, respectively. Hybrid rice showed much difference in seed setting percentage and grain dry weight between upper and lower branches. Low percentage of plump grains was shown in hybrid rice when the grain dry weight was the same as that in conventional rice. Plump grains of hybrid rice were more affected by the changes of organic nutrient at later stage of grain filling. The seed setting percentage and grain weight were much different in different growing season or in the case that the relationship between “source” and “sink” was changed as compared with conventional rice. The reason that the seed setting percentage of hybrid rice was lower and unstable was discussed.

Key words Hybrid rice; Seed setting percentage; Grain dry weight; Sucrose

杂交水稻结实率较低且较不稳定^[1]。前人认为这是由于“库”“源”比例失调^[2]，或抽穗后叶片和根系功能早衰^[3,4]，或弱勢粒启动灌浆迟和灌浆强度低^[5]等方面的原因造成的。我们以前的研究亦表明，杂交水稻秕粒率较高是造成其结实率较低的主要原因^[6]，并从籽粒的充实生理^[7]、结实期间淀粉和蔗糖含量与谷粒增重的关系^[8]等方面对杂交水稻结实进行过探讨。本文从籽粒增重与实粒率增加的关系、剑叶和籽粒中蔗糖含量的变化及穗上不同部位籽粒的结实情况等方面，继续探讨这个问题。

1 材料与amp;方法

供试材料 水稻(*Oryza sativa* L.)品种特青(常规水稻)，杂交水稻亚优2号、W6154s/特青、威优64。

方法 实验于1994-1995年在本所试验农场进行。根据不同材料生育期的长短调节播种期，使不同的实验材料基本上同时抽穗。栽培密度 13.3×19.8 cm。在抽穗期对每种材料，在同一天抽穗且形态基本一致的植株(基本上为主茎穗)挂牌标记。抽穗时取样一次，以后每隔5 d取样一次，每次取8-10穗，烘干后考种。实粒率通过比重法求得，即将烘干后的谷粒置于比重为1的清水中漂选，以下沉者为实粒求得实粒率，空粒、秕粒采用透光法区分，可见子房明显伸长者为秕粒，否则为空粒。剑叶和谷粒中的蔗糖依Cary^[9]所述的方法抽提，按Ashwell^[10]的方法测定。以上取样和测定均重复3次。

调节有机营养试验 在抽穗期选择整齐一致的植株，通过去叶或去穗部枝梗等处理，造成谷粒灌浆过程中不同有机营养供应状况，设如下4个处理：1. 对照，不做任何处理；2. 去倒3叶；3. 去倒2叶；4. 去穗部1/3数量的枝梗(其中一半去1、4、7枝梗，另一半去2、5、8枝梗)。

2 结果与分析

2.1 穗上不同部位各种类型谷粒的分布

从表1可以看出，就整穗而言，三个杂交组合的结实率比常规水稻特青的低，空秕率则相反，空秕粒中以秕粒为主。在早、晚两季种植时，两个杂交组合结实率的差异均比特青的大。就穗上不同部位的结实情况而言，在穗上部，三个杂交组合的结实率和秕粒率与特青的比较，未见明显差异；但在穗的中部和下部尤其是穗下部，三个杂交组合的结实率明显比特青的低，秕粒率则相反，而空粒率相差不大；以上3个杂交组合和常规水稻特青之间的差异，在晚季比在早季表现得更明显。表明杂交水稻结实率较低主要是由于穗中部和下部尤其是穗下部出现较多的秕粒造成的，且其结实性受环境条件变化的影响较明显。

2.2 结实期间剑叶和谷粒中蔗糖含量的变化

水稻籽粒中2/3以上的干物质是开花后通过光合获得的，在此期间叶片是进行光合作用的最主要器官^[11]，蔗糖是叶向穗输送同化产物的主要形式，籽粒中的蔗糖含量与淀粉积累速度有关^[12]。图1A和B分别表示灌浆期间剑叶和谷粒中蔗糖含量的变化情况。从图1A可以看出，

两个杂交组合在抽穗后 5-15 d, 叶片中的蔗糖含量急剧上升, 15 d 之后开始下降, 特青在抽穗后 5-20 d, 叶片中的蔗糖含量急剧增加, 20 d 后开始下降, 且 15 d 前, 两个杂交组合叶片中的含量比特青的高, 20 d 之后则相反。从图 1B 可见, 15 d 之前, 两个杂交组合籽粒中的蔗糖含量增加比特青快; 20 d 之前, 两个杂交组合籽粒中的蔗糖含量比特青的高, 20 d 之后则不然。剑叶和籽粒中蔗糖含量的变化有相同的趋势。

表 1 各种类型的谷粒在穗上不同部位的分布
Table 1 Percentage of plump(P), imperfect(I) and empty(E) grains in different positions within a panicle

材料 Materials	穗上部 Upper part			穗中部 Middle part			穗下部 Lower part			整穗 Whole panicle		
	P	I	E	P	I	E	P	I	E	P	I	E
早季 Early season												
W6154s/特青 (W6154s/Teqing)	89.0	8.0	3.0	82.5	12.7	4.8	75.3	20.4	4.3	82.5	13.5	4.0
亚优2号 (Yayou II)	88.2	7.6	4.2	81.2	13.0	5.8	72.5	21.5	7.0	80.0	14.5	5.5
威优64 (Weiyou64)	87.0	9.0	4.0	80.5	15.0	4.5	74.0	20.0	6.0	81.0	14.0	5.0
特青(Teqing)	88.3	8.6	3.1	85.0	11.0	4.0	79.8	15.0	5.2	84.5	11.5	4.0
晚季 Late season												
W6154s/特青 (W6154s/Teqing)	86.5	10.4	3.1	75.3	19.1	5.6	63.7	28.1	8.2	73.6	20.6	5.8
亚优2号 (Yayou II)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
威优64 (Weiyou64)	85.5	9.4	5.1	72.5	20.2	7.0	59.4	31.1	9.5	70.5	22.2	7.3
特青(Teqing)	86.4	9.6	4.0	80.9	13.6	5.5	72.3	19.7	8.0	79.5	14.0	6.5

P: 实粒率 Plump grain rate; I: 秕粒率 Imperfect grain rate;
E: 空粒率 Empty grain rate

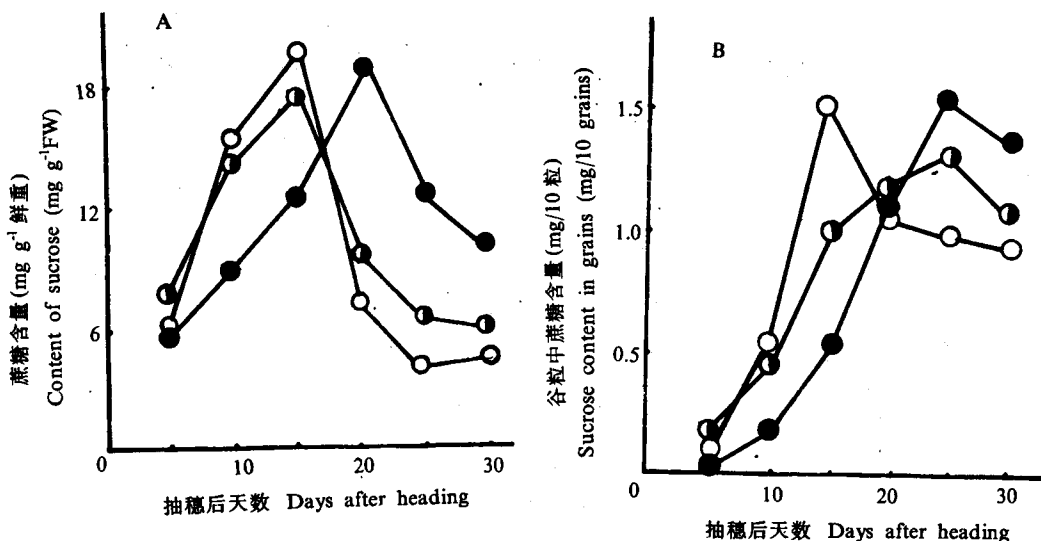


图 1 灌浆期间剑叶(A)和谷粒(B)中蔗糖含量的变化

Fig. 1 Changes of sucrose content in flag leaf (A) and in grains (B) during grain filling

●—● 特青 Teqing; ●—● W6154s/特青 W6154s/Teqing; ○—○ 亚优2号 Yayou II

2.3 实粒率和千粒重的动态变化

与常规水稻特青比较, 两个杂交组合的实粒出现迟, 实粒率达到最大值所需的时间长, 在结实期间, 抽穗后的相同天数, 两个杂交组合的实粒率均比特青的低(图 2A); 从图 2B 可以看出, 两个杂交组合穗上部实粒尽管比特青出现迟, 但增加速度反而比特青略快, 最终实粒率与特

青的差不多；穗下部，与常规水稻特青比较，两个杂交组合的实粒出现迟，增加速度亦较慢，最终实粒率较低；同时亦可看出，在抽穗后的相同天数，两个杂交组合穗上部和穗下部实粒率的差异比特青的大，且这种趋势一直维持到灌浆结束；在灌浆结束时，特青、W6154s/特青和亚优2号的穗下部实粒率分别为穗上部实粒率的90.1%、84.6%和82.2%。

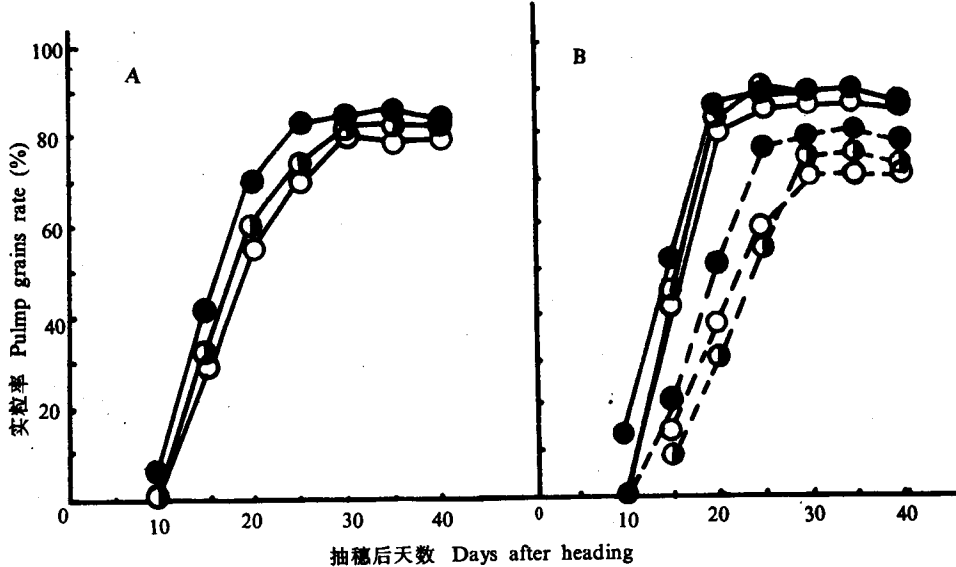


图2 结实期间整穗实粒率(A)和穗上不同部位实粒率(B)的动态变化

Fig. 2 Changes of percentage of plump grains in the whole panicle (A), and in upper part (solid line) or lower part (dash line) of a panicle (B) during grain filling
曲线符号同图1, Symbols in figure are as in Fig. 1; B图的实线表示穗上部, 虚线表示穗下部

在灌浆期间，籽粒粒重不断增加，但两个杂交组合和特青粒重增加的特点不同，由图3A可以看出，就整穗而言，两个杂交组合在抽穗后的0-15 d，籽粒增重速度逐渐加快，15 d之后，增重速度开始减慢，大约35 d后，籽粒粒重不再增加，抽穗后的10-15 d，籽粒增重速度最快；常规水稻特青在抽穗后0-20 d，籽粒增重速度逐渐加快，20 d后开始减缓，抽穗后的10-20 d，籽粒增重最快。总的说来，抽穗后的0-15 d，两个杂交组合籽粒增重比特青快，15 d后则不然。从图3B可见，与常规水稻特青比较，在穗上部，两个杂交组合在灌浆初期增重快，以后平缓；在穗下部，两个杂交组合在灌浆初期籽粒增重并不比特青的慢，但在中后期，籽粒增重速度明显比特青的慢，且整个灌浆时间长。在抽穗后的相同天数，两个杂交组合穗上部与穗下部籽粒的粒重差异比特青的大，且这种趋势一直维持到灌浆结束。特青、W6154s/特青和亚优2号穗下部的最终粒重分别为穗上部的91.8%、88.5%和86.4%。

图4表示籽粒增重与实粒率增加的关系。可以看出，两个杂交组合与特青一样，只有当千粒重(包括实粒，秕粒和空粒三者在内的平均千粒重)大于某一值时才开始出现实粒(此时的千粒重称为出现实粒时千粒重的临界值。定义为第一临界值)，当千粒重大于某一个值时，尽管千粒重增加，但实粒率却不变(此时的千粒重称为达到实粒率时千粒重的临界值，定义为第二临界值)。两个杂交组合千粒重的第一临界值比特青的大，表明杂交水稻在千粒重较大时才开始出现实粒；

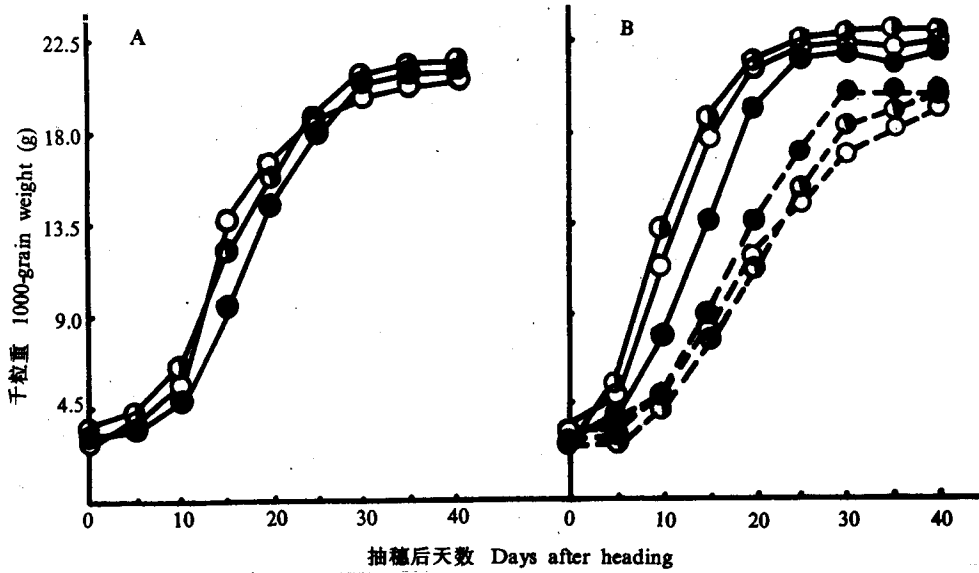


图 3 结实期间整穗上籽粒(A)及穗上不同部位籽粒(B)的增重动态
 Fig. 3 Changes of grain dry weight in the whole panicle (A) and in different position within a panicle (B) during grain filling
 曲线符号同图 1, Symbols are as in Fig. 1

在千粒重的第一临界值与第二临界值之间, 千粒重增加, 实粒率亦增加, 当千粒重较小时, 随着千粒重的增加, 两个杂交组合实粒率增加比特青慢; 而当千粒重较大时, 尤其是千粒重接近第二临界值时, 随着千粒重的增加, 两个杂交组合实粒率增加却比特青快; 这表明在灌浆后期, 杂交水稻的实粒率变化对有机营养供给的变化比常规水稻敏感, 也就是说, 在结实后期, 当有机营养供应不足时, 杂交水稻结实率受到的影响比常规水稻的大。同时亦可看出, 在千粒重的第一临界值和第二临界值之间, 当千粒重相同时, 特青的实粒率比两个杂交组合的高, 表明杂交稻的有机营养集中到实粒中的部分比常规水稻的少, 换言之, 杂交水稻在利用有机营养方面, 优先保证部分籽粒先成为实粒的能力比常规水稻的小。

1994 年早季和晚季各组合 (品种) 的结实情况见表 2。与常规水稻特青比较, 两个杂交组合的结实率较低, 秕粒率较高, 但千粒重则不一定低, 而秕粒的千粒重却较高, 表明杂交稻在结实时浪费在秕粒中的有机营养较多, 早、晚季比较, W6154s/特青的结实率和千粒重的差异均比特青的大, 表明杂交稻的结实性不如常规水稻的稳定。

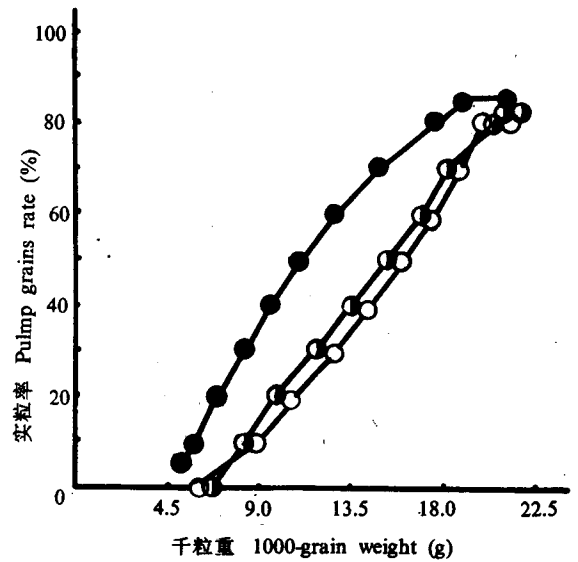


图 4 结实期间籽粒增重与实粒率增加的关系
 Fig. 4 Relationship between grain dry weight and plump grain rate during grain-filling
 曲线符号同图 1 Symbols are as in Fig. 1

表2 杂交水稻和常规水稻结实情况比较

Table 2 Plump (P) and imperfect (I) grain rates in hybrid rice and conventional rice

	特青 (Teqing)				W6154s/ 特青 (W6154s/Teqing)				亚优 2 号 (Yayou II)			
	P (%)	W (g)	I (%)	IW (g)	P (%)	W (g)	I (%)	IW (g)	P (%)	W (g)	I (%)	IW (g)
早季 Early season	83.0	21.8	12.5	9.6	80.9	22.5	14.1	11.5	80.2	21.9	14.5	11.0
晚季 Late season	78.4	21.1	15.6	10.7	71.0	20.5	20.5	12.3				

P: 实粒率 Plump grain rate; I: 秕粒率 Imperfect grain rate; W: 千粒重, Thousand grain weight; IW: 秕粒千粒重 Thousand imperfect grain weight

2.4 有机营养供应状况对结实的影响

在水稻结实过程中, 当有机营养供应状况发生变化时, 其结实率也会发生变化 (表3), 但相同处理对两个杂交组合和特青结实率的影响程度不同, 在两个去叶的处理 (处理2和处理3)中, 两个杂交组合结实率下降的幅度均比特青的大, 而在处理4中, 两个杂交组合结实率上升的幅度均比特青的大, 表明杂交水稻的“库”“源”矛盾大, 结实对有机营养供应的变化比较敏感, 也可知倒2叶和倒3叶对结实率的贡献比常规水稻的大。

3 讨论

杂交水稻结实率较低的问题, 早已引起了普遍的注意^[1-3,13]。本研究结果表明, 与常规水稻比较, 杂交水稻穗上部籽粒的结实率并不低, 但穗中部和穗下部, 尤其是穗下部籽粒的结实性较差, 穗上部与穗下部籽粒的结实率相差较大, 因而导致总的结实率较低 (表1)。水稻是穗状花序, 穗上的颖花开花有迟早之分, 穗上部的颖花开花早, 颖花灌浆启动早^[14]。杂交

水稻在灌浆的前中期, 籽粒粒重急剧增加, 且主要表现为穗上部籽粒的增重上, 实粒率的表现亦是如此 (图2,3)。在此期间剑叶和籽粒中的蔗糖含量上升 (图1), 剑叶和叶鞘中的淀粉含量下降, 且叶鞘中的蔗糖含量上升^[8], 说明在此期间, 杂交水稻的“源” (叶片、叶鞘) 对“库” (籽粒) 的有机营养供应比较充足, 源库关系较为协调, 这可能是杂交水稻穗上部结实率较高的原因。水稻穗下部的颖花开花较迟, 灌浆启动亦较迟缓。杂交水稻穗下部的籽粒在灌浆初期, 增重速度与常规水稻差不多, 但以后, 籽粒增重速度则明显比常规水稻慢 (图3B), 实粒率的变化亦是如此 (图2B)。在结实的中后期, 杂交水稻籽粒增重和实粒率增加主要表现在穗下部的籽粒上 (图2B、图3B), 在此期间, 杂交水稻剑叶中的蔗糖含量下降, 且含量亦比常规水稻的低, 谷粒中的蔗糖含量亦如此 (图1), 叶鞘中的蔗糖含量也是这样^[8], 说明杂交水稻在灌浆后期, 明显存在着源不足的问题, 因而导致其穗下部结实率偏低。杂交水稻在生育后期, 叶片功能早衰^[3,15]可能是导致其源不足的原因之一。

水稻在结实期间, 只有当千粒重大于某一个值时, 才开始出现实粒, 在此之后, 千粒重增加,

表3 去叶和去穗部枝梗对结实率 (%) 的影响

Table 3 Effect of leaf and number of spikelet branches on seed setting percentage after heading

处理 Treatment	特青 Teqing	W6154s/ 特青 W6154s/Teqing	亚优 2 号 Yayou II
1. 对照 Control	84.5	81.8	79.0
2. 去倒3叶 Clipped off the 2nd leaf below flag leaf	81.3	74.5	65.0
3. 去倒2叶 Clipped off the 1st leaf below flag leaf	80.0	72.0	62.5
4. 去1/3枝梗 Clipped off 1/3 of spikelet branches	88.1	87.7	86.4

实粒率亦随之增加。在实粒率增加的初期,增加相同重量的千粒重时,杂交水稻实粒率增加幅度小于常规水稻,后期则相反(图4)。因此在灌浆后期,如果栽培条件、气候条件等发生变化影响了籽粒灌浆,即使杂交水稻和常规水稻受到的影响一样,增加或减少同样多的有机营养供应(即增加或降低等量的千粒重),杂交水稻结实率受到的影响也会比常规水稻的大,表3的结果亦表明了这一点。这可能是杂交水稻结实率较不稳定的原因之一。

稻株对稻穗各部位谷粒同化物的分配有一定的调节能力,在结实期间,同化物优先分配给优势粒,这样,当有机营养不足时,仍可保证尽量多的籽粒成为饱满粒(实粒)^[14]。杂交水稻在结实结束后,浪费在秕粒中的有机营养多(表2),这部分灌浆为无效灌浆;在结实过程中,当与常规水稻千粒重相同时杂交水稻的实粒率较低(图4),说明杂交水稻在灌浆过程中,稻株对稻穗各部位谷粒有机营养分配的调节能力比常规水稻的弱,不能充分利用有限的同化产物形成较多的实粒,从而导致结实率较低。

本试验结果表明,杂交水稻的倒2叶和倒3叶对结实率的贡献较大(表3),因此在栽培方面采取适当的措施,充分利用倒2叶和倒3叶进行光合作用可作为提高其结实率的途径之一。对杂交水稻而言,如何加强稻株对稻穗各部位谷粒间有机营养的调节能力,减少无效灌浆,使更多的有机营养集中到实粒中,从而提高结实率,亦是一个值得研究的课题。

参考文献

- 1 曹显祖,朱庆森,顾自奋.杂交水稻结实率的研究.中国农业科学,1980,(2):44-50
- 2 周嘉槐,张智勇,茆敦俊等.杂交水稻空壳率和营养状况的关系.植物生理学报,1979,5:205-213
- 3 周嘉槐,张智勇,茆敦俊等.杂交水稻空秕粒生理的研究.植物生理生化进展,1984,(3):40-59
- 4 郑相穆,黄加明.杂交水稻根系活力的动态变化及调节.安徽农业科学,1981,(3):68-72
- 5 顾自奋,朱庆森,曹显祖.水稻结实率的研究.中国农业科学,1981,(6):38-44
- 6 段俊,梁承邨,黄毓文等.不同类型水稻品种(组合)籽粒灌浆特性及“库”“源”关系的比较研究.中国农业科学,1996,29(3):66-73
- 7 段俊,梁承邨,黄毓文.杂交水稻灌浆期间籽粒充实生理研究.植物生理学通讯,1995,31(2):91-95
- 8 李世光,罗濂源,段俊等.杂交水稻结实期间剑叶的淀粉和蔗糖含量与谷粒增重的关系.中国科学院华南植物研究所集刊,第九集,北京:科学出版社,1994,127-133
- 9 Cary M F. Relationship between carbon assimilation partition and export in leaves of two soybean cultivars. Plant Physiol, 1983, 73:297-303
- 10 Ashwell G. Colorimetric analysis of sugar. Meth Enzyme, 1957, 3:73-104
- 11 殷宏章,沈允钢,陈因等.水稻开花后干物质的积累和运转.植物学报,1956,5(2):177-194
- 12 Rangil S, Bienvenido O J. Free sugars in relation to starch accumulation in developing rice grain. Plant Physiol, 1977, 59:417-421
- 13 钱月琴,贺东洋,沈允钢.杂交水稻籽粒充实度问题初探.植物生理学通讯,1992,28(2):121-123
- 14 潘瑞炽.水稻生理.北京:科学出版社,1979,364-366,400-404
- 15 陆定志,潘裕才.杂交水稻抽穗结实期叶片衰老的生理生化研究.中国农业科学,1988,21(3):21-26