

# 重穗型杂交稻的产量及一些生理生化特性研究

马均<sup>1</sup>, 马文波<sup>1</sup>, 明东风<sup>1</sup>, 朱庆森<sup>2</sup>, 杨建昌<sup>2</sup>, 周开达<sup>1</sup>

(1.四川农业大学 水稻研究所, 四川 温江 611130; 2.扬州大学 农学院, 江苏 扬州 225009)

**【摘要】**以18个不同穗重型籼稻品种为材料,研究了重穗型杂交稻的产量及一些主要的生理生化特性。结果表明,重穗型杂交稻具有更高产量潜力,其高产主要依赖于大“库”、籽粒的正常充实使单穗重大幅度提高。后期LAI的适当降低、高效叶面积率的增加、根、叶不早衰和净光合速率的提高是其“源”足的主要因素。齐穗后重穗型杂交稻剑叶的净光合速率明显高于中、轻穗型品种的机理是剑叶Rubisco活性的提高及叶绿素含量的增加;具有在高、低光强、高温和低CO<sub>2</sub>浓度下对CO<sub>2</sub>有较强的同化能力的优势,光合“午休”现象较轻,能保持较高的净光合速率,显示其对环境有较强的适应性;气孔性状优良、气孔开度积(单位面积上的气孔密度乘以其气孔开度)大也是重穗型杂交稻净光合速率高的重要气孔因素。重穗型杂交稻抽穗后物质积累优势明显,且茎鞘物质向穗部的转运量、转运率和转化率也均远高于中、轻穗型品种。

**【关键词】**重穗型; 杂交稻; 产量; 光合作用; 物质积累和转运; 高产育种与栽培

**【中图分类号】**S511.01 **【文献标识码】**A **【文章编号】**1673-1891(2005)01-0030-09

目前,国内外主要的高产育种和高产栽培研究已把增大库容量、提高单穗重作为实现水稻超高产的一个重要的目标性状。重穗型杂交稻超高产育种途径,目前已成为国内“超级稻”选育的重要技术路线之一<sup>[1-2]</sup>,并已培育出一批重穗型杂交稻组合在生产上大面积推广,取得了良好的增产效果<sup>[2-3]</sup>。但一般而言,增库并不困难,难的是提高光合产物的积累和运转,使库、源比例协调。重穗型水稻在穗型上已解决了“库”的问题,在“流”方面也不存在结构障碍<sup>[4]</sup>,有关其光合“源”的积累与转运已有一些研究<sup>[5-7]</sup>,但结果不尽一致。因此,对重穗型水稻的“库、源、流”特性及其协调发展,尚需进一步深入探讨。本研究以单穗重作为划分标准<sup>[2]</sup>,将水稻品种划分为重、中、轻3种穗重类型,以目前在生产上大面积应用的重穗型杂交稻为材料,对其产量及一些主要的生理生化特性进行了比较研究,以期能为水稻超高产生理育种和栽培提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料与设计

试验于2001年在四川温江和江苏扬州两地进行。选择在2000年的预备试验中生育期基本一致的

不同穗重型(按分层聚类结果)籼稻品种和籼型杂交稻组合(下统称品种)18个(其中重穗型杂交稻5个:冈优881、冈优527、II优412、D优527、II优162,中穗型品种9个:特优70、特优明86、汕优63、D优68、扬稻4号、明恢63、R527、K优047、D优多1,轻穗型品种4个:R047、密阳46、多系1号、蜀恢162)为材料,随机区组设计,3次重复,小区面积10m<sup>2</sup>~15m<sup>2</sup>。栽植规格:温江为33.3cm×16.7cm,扬州为30cm×13.3cm,每穴单株。按当地一季中稻正常季节播种、移栽和收获。并按当地正常的肥水管理措施进行田间管理。

### 1.2 测定项目

1.2.1 叶面积 于齐穗期开始,每隔5d各品种取样5株,采用长宽法测定剑叶、倒2、倒3叶和下部叶片绿叶面积。

1.2.2 籽粒灌浆分析 每穗型选取有代表性的品种2~3个,于抽穗期每品种标记150个生长较为整齐的单茎,从开花至花后12d每隔3d,花后12d至成熟每隔6d,每次取10个稻穗,按强势粒(以顶端3个一次枝梗上的籽粒代表)、弱势粒(以基部3个一次枝梗上的二次枝梗上的籽粒代表)及其余籽粒,分别去除未受精籽粒后烘干称重,并取强势粒、弱势粒各100粒,人工剥去颖壳后称米粒干重。用Richards方程分析籽粒

收稿日期:2005-02-08

基金项目:农业部跨越计划;江苏省作物栽培生理重点实验室开放课题;四川省人才培养基金。

作者简介:马均(1963-),男,博士、教授,从事水稻栽培生理研究。

灌浆特征<sup>[8]</sup>。

1.2.3 光合速率、叶绿素含量和气孔密度 分别于抽穗期、抽穗后15d、30d,各品种选取10~20穗,用LI-6200光合测定仪(扬州)、CIRAS-1型光合仪(温江)于晴天上午9:00~11:00在田间分别测定剑叶的净光合速率,并同时用SPAD-501型叶绿素测定仪测定顶3叶的叶绿素含量,重复3次。各品种取5张剑叶,用“脱硅刮制法”<sup>[9]</sup>测定剑叶的气孔密度。

1.2.4 剑叶净光合速率日变化 每种穗型选取单穗重穗型间差异较大、穗型内差异较小且有代表性的2个品种,于齐穗期在晴天的7:00~17:00,每隔1h用CIRAS-1型便携式光合仪测定水稻剑叶的净光合速率,同时取样用浸润法<sup>[10]</sup>测定剑叶的气孔开度,重复3次,每个材料的测定在15min内完成。

1.2.5 生育后期Rubisco酶活性 分别于齐穗期、齐穗后15d、30d,选择生长一致的稻株各3株取其剑叶;

于液氮中冷冻3min,然后置-30℃冰箱中保存,按Jiang<sup>[11]</sup>的方法测定Rubisco酶活性,重复3次。

1.2.6 光合产物积累、转运及分配 分别于齐穗期、成熟期,在每小区按其平均有效茎蘖(穗)数取样5株,剪去其根,按穗、叶、茎、鞘分别取样烘干称重。

1.2.7 基部节间和穗颈节间伤流量 以不同穗重型品种各2个,各选取生长较为一致的植株5株,分别于齐穗期后每隔7d,测定基部节间(距地面10cm处)和穗颈节间(穗颈节处)的伤流量,伤流量收集时间为12h(下午7:00至第2天上午7:00)。

1.2.8 产量及其构成 成熟时每小区取样5株考种,除去小区四周边行后实收计产。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同穗重型品种的产量和产量构成因素

表1 不同穗重型品种的产量及其产量构成

类型	有效穗	穗粒数/穗	结实率	千粒重	单穗重	籽粒产量
温江 <sup>1)</sup>						
重穗型HPT	186.04	230.23	86.70	28.11	5.42	10.05
中穗型MPT	247.31	181.71	84.63	28.02	4.12	9.40
轻穗型LPT	281.80	135.84	86.12	26.23	3.04	8.19
扬州						
重穗型HPT	195.72	207.80	91.14	29.45	5.45	10.54
中穗型MPT	233.85	160.29	93.08	28.60	4.22	9.71
轻穗型LPT	274.77	123.64	87.08	26.54	2.84	7.79

1)温江、扬州的重、中、轻穗型品种数均分别为5、9、4个

从表1可知,扬州点重穗型杂交稻的籽粒产量均在10t.hm<sup>-2</sup>以上,平均产量为10.54 t.hm<sup>-2</sup>;中穗型品种的籽粒产量在9.17~10.28 t.hm<sup>-2</sup>之间,平均为9.71 t.hm<sup>-2</sup>,轻穗型品种籽粒产量除多系1号外,均在8 t.hm<sup>-2</sup>以下,平均为7.79 t.hm<sup>-2</sup>。重穗型杂交稻的平均产量比中穗型品种高8.55%,而后者又比轻穗型品种高24.65%,经方差分析表明,其差异分别达显著和极显著水平。温江点的结果与扬州基本接近,重穗型杂交稻的平均籽粒产量比中穗型高6.91%,后者又比轻穗型品种高14.77%,其差异也分别达显著和极显著水平。由此可见,所有参试品种在两个不同生态区均表现出较稳定的产量水平,重穗型杂交稻具有更高的增产潜力。

单位面积有效穗数为重穗型<中穗型<轻穗型品种,每穗总粒数和单穗重均是重>中>轻穗型品

种,其中以单穗重的增减幅度最大,其次为每穗总粒数,有效穗数的增减幅度最小,结实率在不同穗重型类型品种之间差异较小。

### 2.2 不同穗重型品种籽粒的灌浆结实

#### 2.2.1 籽粒灌浆速率分析

用Richards方程 $W=A/(1+Be^{-kt})^{1/\lambda}$ 拟合籽粒灌浆特征,结果表明各方程的决定系数(R<sup>2</sup>)均在0.90以上,配合度高。从其参数(表2)可知,不同穗重型品种籽粒的起始生长势R<sub>0</sub>及最终生长量A均是强势粒明显高于弱势粒,其强、弱势粒之间的差距以重穗型杂交稻最大,中穗型品种次之,轻穗型品种最小。达最大生长速率的时间T<sub>max</sub>不同穗重型品种的强势粒之间差异较小,而弱势粒之间差异较大,其中①以重穗型杂交稻到达的时间最长,为33~38d,②中穗型品种次之,为25~30d,③轻穗型品种最短,仅20~

26d。不同穗重型品种之间强势粒的最大生长速率G<sub>max</sub>、平均生长速率G<sub>mean</sub>差异较小,而弱势粒则是重<中<轻穗型品种,强、弱势粒之间的差距则是重>中>轻穗型品种。不同穗重类型品种强势粒的生

长活跃期D均较短,而弱势粒的生长活跃期均较长,其中以重穗型杂交稻最长,达44~48d,中穗型品种次之,轻穗型品种最短,仅27~28d。

表2 籽粒增重的Richards方程与次级参数(扬州)

类型	品种	粒位势	A	N	R <sub>0</sub>	T <sub>max</sub>	G <sub>max</sub>	D	G <sub>mean</sub>	
重穗型	冈优527	强S	23.21	2.383	2.33	12.035	2.28	15.807	1.47	
	HPT	Gangyou527	弱W	17.53	3.304	0.72	33.585	0.62	44.475	0.39
		冈优881	强S	22.47	2.226	2.45	12.873	2.25	15.478	1.45
		Gangyou881	弱W	16.48	4.958	0.58	38.288	0.55	48.759	0.34
		II优162	强S	22.99	2.350	2.34	13.022	2.26	15.808	1.45
		Eryou162	弱W	17.75	4.407	0.60	34.123	0.59	48.854	0.36
中穗型	MPT	汕优63	强S	22.34	2.259	2.50	15.069	2.30	15.078	1.48
		Shanyou63	弱W	18.80	3.943	0.69	30.866	0.69	43.397	0.43
		R527	强S	24.83	1.995	2.57	12.846	2.46	15.558	1.60
轻穗型	LPT		弱W	20.80	2.885	1.00	25.698	0.97	33.737	0.62
		R047	强S	17.89	1.628	2.53	10.912	1.55	17.617	1.02
		密阳46	强S	22.38	1.888	2.55	10.219	2.13	16.131	1.39
		Miyang46	弱W	22.00	2.459	1.34	26.181	1.27	27.035	0.81

结合籽粒增重与灌浆速率曲线(图1),可以看出所有品种的强、弱势粒的N值均大于1,其灌浆速率曲线都是右偏的,但不同穗重型间及强、弱势粒之间曲线的右偏程度有明显差异。各穗重型品种强势粒均表现为灌浆前期生长迅速,启动灌浆和达到最大灌浆速率的时间早,在花后18d左右即达到籽粒的最

终重量。而弱势粒的灌浆在不同穗重型品种间则表现出明显的差异:重穗型杂交稻的起始生长势R<sub>0</sub>明显偏低,开花后需较长时间才能到达最大生长速率,较其强势粒长21~26d,其灌浆速率曲线的N值与强势粒差异较大,曲线右偏显著,其籽粒增重曲线的特征是开花后相当一段时间增重缓慢,待其强势粒生

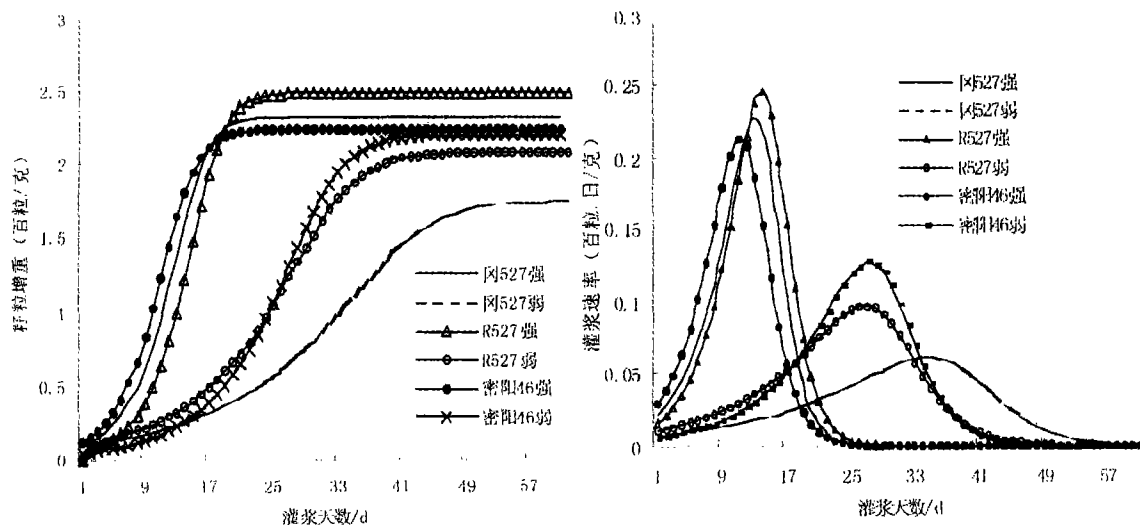


图1 籽粒增重与灌浆速率曲线(扬州)

长速率降到十分微弱时才开始灌浆,属明显的强、弱勢粒异步灌浆型;轻穗型品种则相反,其灌浆速率曲线的N值与强势粒差异较小,其籽粒增重曲线与强势粒近似,时间上也基本上同步,属强、弱勢粒同步灌浆型;中穗型品种介于重、轻穗型品种之间而偏于轻穗型品种,基本上也属于强、弱勢粒同步灌浆型。

2.2.2 籽粒充实度分析

从表3可见,重穗型杂交稻的饱粒率低于中、轻穗型品种,且品种之间变幅较大;而谷粒充实率的大小顺序为重<中<轻穗型品种,但差异极小,品种之间变幅也很小;籽粒充实度(谷粒充实率×结实率)的平均值中>重>轻穗型品种,但差异未达显著水平,且在重穗型杂交稻品种间差异较大,而轻穗型品种间差异较小。以上结果表明,重穗型杂交稻的受精籽粒和群体库容的充实程度比中、轻穗型品种略差,但不显著,而重穗型杂交稻品种间差异较大,这为栽培与育种提供了选择和改进的空间。

表3 不同穗重型品种籽粒充实状况(扬州)

类型	饱粒率	谷粒充实率	籽粒充实度
重穗型HPT	90.32±5.730	88.43±0.988	80.26±5.304
中穗型MPT	92.70±2.379	89.60±0.659	83.37±2.682
轻穗型LPT	93.44±3.324	89.78±1.058	78.16±1.535

注:重、中、轻穗型品种数分别为5、9、4个。

2.3 不同穗重型品种的光合生产力

2.3.1 光合叶面积

从表4可见,在齐穗期不同穗重型品种的叶面积指数(LAI)是轻>中>重穗型杂交稻,其差异达显著水平,重穗型杂交稻的平均LAI比中、轻穗型品种减少了16.47%、23.62%。到成熟期,以中穗型品种LAI最低,重穗型杂交稻次之,轻穗型较高。

表4 不同生育期叶面积指数(LAI)与粒叶比(温江)

品种	齐穗期			成熟期		
	上3叶		%	粒/叶比	比叶重	LAI at
Varieties	LAI	LAI				
重穗型HPT	6.24±0.187	4.54±0.183	72.8±1.348	0.749±0.031	4.988±0.149	0.996±0.191
中穗型MPT	7.47±0.488	5.05±0.376	67.63±0.961	0.592±0.056	4.565±0.262	0.76±0.262
轻穗型LPT	8.17±0.796	5.37±0.478	65.72±0.897	0.556±0.080	4.28±0.189	1.58±0.489

注:重、中、轻穗型品种数分别为5、6、4个。

从LAI在齐穗后的下降速率来看(图2),重穗型杂交稻在齐穗期虽LAI比中、轻穗型品种低,但在齐

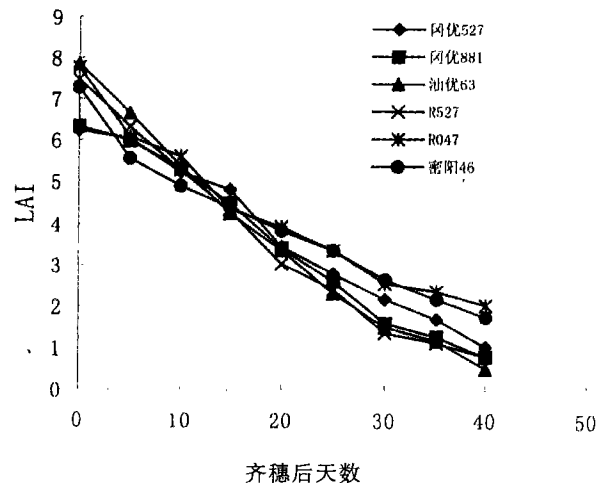


图2 不同生育期叶面积指数(LAI)变化

穗后前10d下降速率缓慢,10d后才开始有较快的下降,且从此时起其LAI一直高于中穗型品种,而中、轻穗型品种在齐穗后即开始迅速下降,尤其是在齐穗后5d内其下降速率很快。

水稻最后3叶是抽穗后籽粒的灌浆结实所需的同化产物的主要来源,故被称之为高效叶面积<sup>[12]</sup>。本试验结果,在齐穗期,高效叶面积的绝对值仍是轻>中>重穗型杂交稻(表4),但重穗型杂交稻的高效叶面积率显著高于中、轻穗型品种,故而其高效LAI仅比中、轻穗型品种分别低10.10%、15.46%。高效叶面积的衰减趋势也与总叶面积的衰减趋势相当。由此可见,适当降低群体LAI,提高高效叶面积率,不仅有利于降低LAI及高效LAI的衰减率,而且也有利于保持整个群体在生育后期有较合理的LAI,从而保证有较高的光合生产量。重穗型杂交稻

的 LAI 小于中、轻穗型品种,但由于其高效叶面积率较高,故而在齐穗后的群体LAI和高效LAI并不低于中、轻穗型品种。

根据本研究结果(表4),粒/叶比( $\text{cm}^2$ )比的大小是重>中>轻穗型品种,差异达显著或极显著水平,重穗型杂交稻的平均粒/叶( $\text{cm}^2$ )比高达0.7458,分别比中、轻穗型品种的平均值高26.48%、34.65%。说

明重穗型杂交稻具有更协调的群体库源关系和更优的高产群体质量。

2.3.2 不同生育期的叶绿素含量

从表5可见,在不同生育期剑叶的叶绿素含量均是重>中>轻穗型品种,在齐穗期及齐穗后15d,倒2、倒3叶的叶绿素含量与剑叶相当,且在不同穗重型间差异较小;

表5 不同生育期上3叶叶绿素含量 (SPAD值)

类型	品种数	齐穗期			齐穗后15d			齐穗后30d		
		剑叶	倒2叶	倒3叶	剑叶	倒2叶	倒3叶	剑叶	倒2叶	倒3叶
重穗型HPT	3	42.98	43.25	42.91	35.7	35.29	32.67	19.85	15.9	9.02
中穗型MPT	2	40.17	41.85	42.93	27.76	32.58	32.05	16.61	13.05	8.14
轻穗型LPT	2	38.68	42.27	42.61	28.09	31.42	30.92	14.28	11.96	8.06

至齐穗后30d,各叶位的叶绿素含量均有较大幅度的下降,且均是重>中>轻穗型品种,说明此时上3叶已经衰老,尤其是倒2、3叶的衰老更快,且轻穗型品种衰老最甚,中穗型品种次之,重穗型杂交稻衰老较慢。

2.3.3 净光合速率(Pn)

温江、扬州的测定结果均是重穗型杂交稻的平均Pn值明显高于中穗型品种(表6),中穗型品种的平均Pn值又高于轻穗型品种,尤其是灌浆中、后期差异更大。

表6 不同生育期剑叶净光合速率 (Pn)<sup>1)</sup>

类型	温 江			扬 州		
	齐穗期	齐穗后15d	齐穗后30d	齐穗期	齐穗后15d	齐穗后30d
重穗型HPT	21.70±1.64	18.81±0.98	15.27±0.68	23.92	22.17	17.00
中穗型MPT	20.03±1.72	14.85±1.89	13.00±1.39	20.35	17.3	13.85
轻穗型LPT	18.40±2.56	13.78±0.69	12.54±0.45	18.98	16.57	11.47

1)温江点重、中、轻穗型品种数分别为5、9、4个;扬州点重、中、轻穗型品种数分别为3、2、2个

2.3.4 剑叶Pn的日变化

从3个具有代表性的不同穗重类型品种(据测定结果,同一类型两品种间差异较小,为了使图形清晰、直观,每一穗重类型各取一个品种代表,下同)剑叶的光合日变化来看(图3),在1d的不同时刻,重穗型杂交稻冈优527的Pn值均明显高于中穗型品种汕优63,而后者又明显高于轻穗型品种密阳46。冈优527的光合日变化略呈双峰曲线,汕优63则呈明显的双峰曲线,而密阳46双峰曲线不明显。密阳46在上午9:00左右Pn值达最大;汕优63在上午10:00左右,当温度 $32.5^{\circ}\text{C}$ 、光强 $1300\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时,Pn值达最大;而冈优527直至上午11:00,当温度为 $34^{\circ}\text{C}$ 、光强为 $1450\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时Pn值才

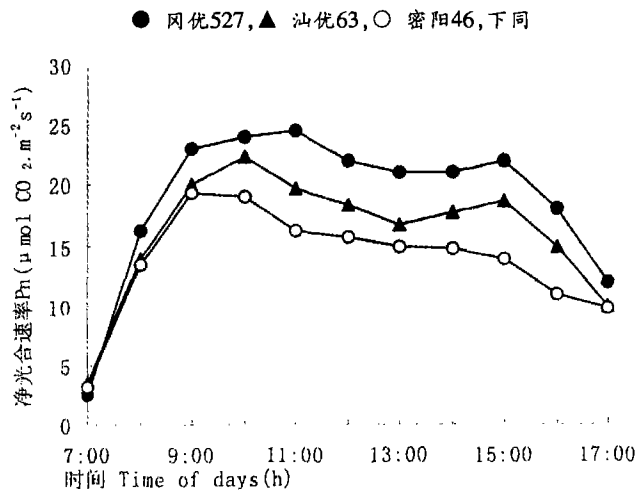


图3 剑叶光合速率的日变化(温江)

达最大值,随后均逐渐下降,在下午13:00当温度、光强均达1d中的最高值时达到最低点,即出现光合“午休”现象。不同穗重型品种间比较,光合“午休”现象密阳46>汕优63>冈优527(密阳46为“一睡不起型” )。

同时,重穗型杂交稻具有在高、低光强、高温和低CO<sub>2</sub>浓度下对CO<sub>2</sub>有较强的同化能力的优势,显示其对环境有较强的适应性(资料从略)。

### 2.3.5 Pn与气孔性状的关系

剑叶、倒2叶和倒3叶的气孔密度和剑叶的气孔开度均以重穗型杂交稻最大,中穗型品种次之,轻穗

型品种最小(资料从略)。以“气孔开度积”,即单位面积上的气孔密度乘其气孔开度作为衡量气孔开启性状日变化的指标,发现其与Pn呈极显著的正相关(图4),其相关系数r达0.8491,高于气孔密度、气孔开度与Pn的相关系数0.451、0.7235,故而可以认为气孔开度积是衡量气孔性状与Pn关系的更合适的指标。从不同穗重型品种比较,剑叶气孔开度积的大小为重>中>轻穗型品种,重穗型杂交稻Pn值较高,除与其气孔密度和剑叶的气孔开度较大有关外,与其气孔开度积大有更密切的关系。

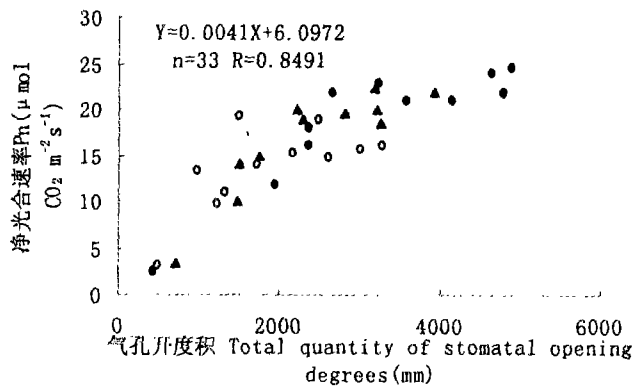


图4 气孔开度积与剑叶净光合速率的关系

### 2.3.6 Pn与Rubisco活性

Rubisco作为光合碳同化的关键酶,其活性高低直接影响光合速率。试验结果表明,Rubisco初始活力和Rubisco总活力在齐穗后均随着生育进程而逐渐降低(图5),各生育阶段均是重>中>轻穗型品种,且差异明显。在齐穗期、齐穗后15d和齐穗后30d,

Rubisco初始活力与其Pn均呈极显著正相关,r值分别为0.9941、0.9545和0.9973;Rubisco总活力也分别与其相应的Pn值呈极显著正相关,其r值分别为0.9844、0.9832、0.9943。表明重穗型杂交稻剑叶Pn值较高的直接原因是其剑叶中Rubisco活性较高。

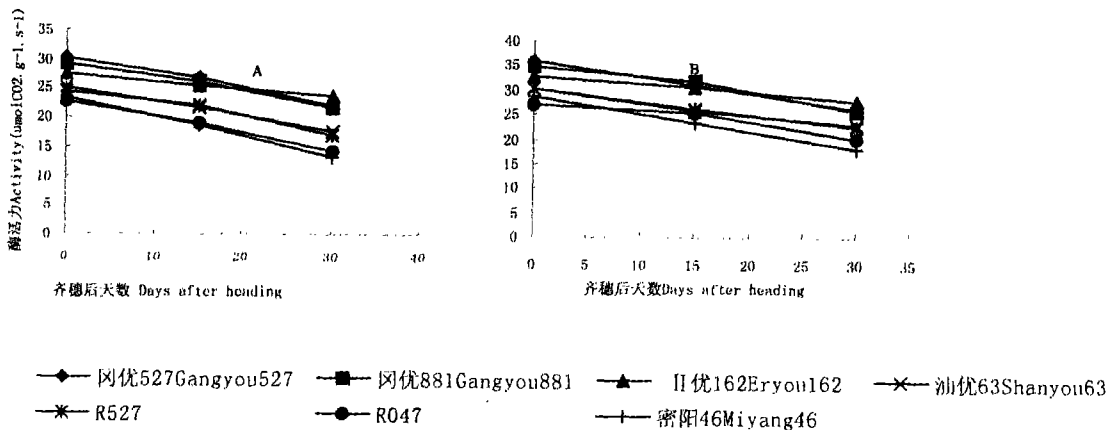


图5 不同生育期剑叶Rubisco的活力(A—初始活力,B—总活力)(扬州)

### 2.4 光合产物的积累与分配

从全株光合产物的积累来看(表7),齐穗时各穗重类型品种的平均值差异较小;抽穗后光合产量的积累量重穗型杂交稻明显高于中穗型品种(24.74%),后者又明显高于轻穗型品种(24.97%),成熟时重穗型杂交稻的平均干物重分别比中、轻穗型品种高7.6%、13.7%。说明重穗型杂交稻抽穗后光合产物积累优势显著。

茎鞘物质向穗部的转运率及转换率均是重>中>轻穗型品种,且差异均很明显。重穗型杂交稻的茎鞘物质转运率的平均值比中、轻穗型品种分别高21.44%、61.90%,而茎鞘物质转运量则比中、轻穗型品种分别高33.62%、87.82%。由于重穗型杂交稻茎鞘物质转运率高、转运量多,加之其后期光合产物积累量也多,故而重穗型杂交稻的单株穗重也极明显地高于中、轻穗型品种。

表7 不同穗重型品种的干物质积累与转运

类型	品种种数	齐穗期干重	成熟期干重	齐穗后积累量	单株穗重	茎鞘物质转运率 <sup>1)</sup>	茎鞘物质转换率 <sup>2)</sup>
重穗型HPT	5	52.89±3.24	79.11±2.62	26.22±2.05	47.03±1.11	47.97±2.91	32.80±4.45
中穗型MPT	9	52.50±2.90	73.52±2.47	21.02±2.00	42.98±1.44	39.46±2.79	26.82±2.25
轻穗型LPT	4	52.76±3.47	69.58±1.62	16.82±3.20	38.92±1.20	29.61±2.92	21.09±2.38

1)茎鞘物质转运率(%)=(齐穗期茎鞘干重—成熟期茎鞘干重)÷齐穗期茎鞘干重×100;2)茎鞘物质转换率(%)=(齐穗期茎鞘干重—成熟期茎鞘干重)÷穗重×100

### 2.5 不同穗重型品种生育后期的根系活力

#### 2.5.1 基部节间伤流强度的变化

从图6可以看出,齐穗后,重穗型杂交稻的根系伤流强度均明显高于中、轻穗型品种,尤其是从齐穗至齐穗后14d内差异更明显。不同穗型品种在齐穗至齐穗后7d,根系伤流强度变化较小,齐穗7d以后则迅速下降,而中穗型品种在齐穗后则表现出较为迅速的下降。这一变化与叶面积指数、叶绿素含量及光合强度等地上部指标基本吻合,说明重穗型杂交稻根系活力强是维持其地上部叶片不早衰,光合作用强和光合产物积累量多的一个重要因素。

2.5.2 穗颈节间伤流强度穗颈节间是光合产物、水分、矿质元素和一些氨基酸向穗部运转的通道,故而

穗颈节间伤流强度可综合反映库、流协调关系。各穗重型品种穗颈节间伤流强度在齐穗期以后的不同时期均是重>中>轻穗型品种(图)。说明重穗型杂交稻“三源”(即叶源、茎鞘源与根源)与库的协调关系最好,这是其库大、库活力强、穗颈节间输导组织发达、齐穗后叶片光合作用强、光合产物量大、光合产物输出效率高、茎鞘物质转运率高、根系活力强的综合表现。

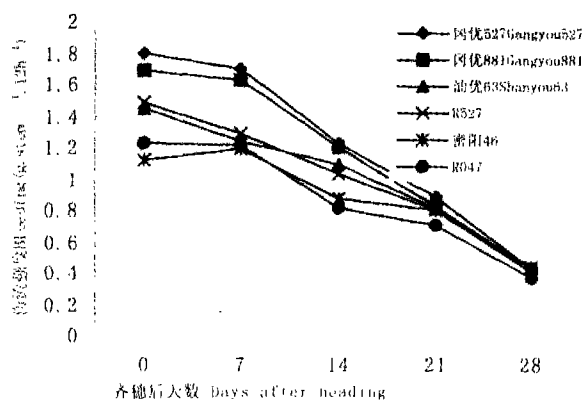


图6 基部节间根系伤流强度的变化

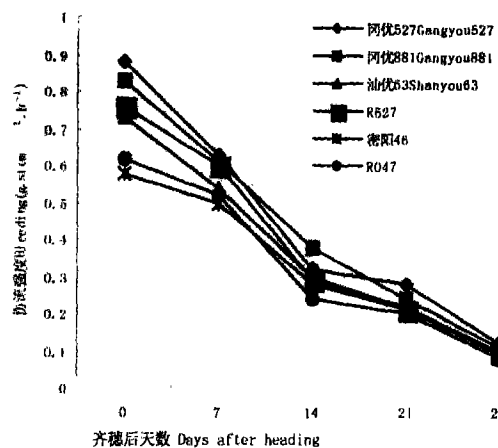


图7 穗颈节间伤流强度变化

## 3 讨论

近十多年来,为了实现水稻产量的进一步突破,

“稳定穗数,主攻穗重”或“适当降低穗数,提高单穗重”已成为国内外水稻高产或超高产育种、栽培的共同思路<sup>[1,2,12-14]</sup>。从本试验结果也可看出,重穗型杂交稻的产量比中穗型品种高10%左右,而后者又比轻穗型品种高出15%以上,且在四川温江、江苏扬州两个不同生态区均表现出相同的趋势,说明重穗型杂交稻比中、轻穗型品种较易获得更高的产量水平和具有更大的产量潜力,且其产量水平也较稳定。重、中、轻穗型品种的产量差异主要表现在重穗型杂交稻有效穗数有所减少,穗粒数则有较大幅度的增加,即有大的库容量,而结实率并未降低,故而单穗重大幅度提高,穗数的适当降低换来的是穗部性状的大大改善。由此说明,适当降低有效穗数而大力改进穗部性状,即提高单穗重,可以进一步提高水稻的产量水平,具有更大的增产潜力。因此,可以认为重穗型杂交稻超高产育种途径已成为目前国内外超高产育种的重要途径之一,并已得到了广泛的认可<sup>[1,2,5]</sup>。

在大“库”形成以后,要提高单穗重和籽粒产量,依赖于籽粒的灌浆快慢与充实程度。根据本研究结果发现,重穗型杂交稻穗大粒多,强、弱勢粒表现为明显的异步灌浆特性。重、中、轻穗型品种籽粒的灌浆特性差异主要表现在弱勢粒,重穗型杂交稻弱勢粒在开花后相当长时间内处于基本停滞状态,待强势粒灌浆基本结束时才开始灌浆,但后期仍保持着较强的灌浆能力,其生长活跃期长达44~48d,远长于中、轻穗型品种。说明重穗型品种由于穗大、籽粒数多,籽粒灌浆期长,改善后期生产条件,对其籽粒灌浆、充实有十分重要的意义。从本试验结果也证明了这一点,重穗型杂交稻的籽粒充实也可达到中、轻穗型品种的水平。且重穗型杂交稻品种间籽粒充实差异较大,说明通过育种的后期选择和栽培措施的调控来提高重穗型杂交稻的籽粒充实程度是完全可能的。

在水稻扩“库”以后,如何保证与之相适应的“源”的供应能力,是提高其产量的关键。重穗型杂交稻穗大粒多,已不存在“库”的限制问题,对其光合“源”的供应能力,前人已做过一些研究<sup>[6,7]</sup>,认为重穗型水稻叶源量大、光合能力强且光合功能的高值持续期长。本研究结果表明,在产量形成的关键时期,重穗型杂交稻的光合能力较强,在“源”的供应方面已具备超高产潜力。其原因在于一是其光合叶面积的优化配置,虽然重穗型杂交稻抽穗期的LAI低于中、轻穗型品种,但对籽粒灌浆起关键作用的高效

叶面积的比例则显著高于中、轻穗型品种,且抽穗后的衰减速度也明显缓慢,从而使其具备更优的群体质量、更大的光合势、更高的粒/叶( $\text{cm}^2$ )比和更协调的群体库源关系;二是其净光合速率的提高,其机理是:①对环境条件有较强的适应性,重穗型杂交稻具有在高、低光强、高温和低 $\text{CO}_2$ 浓度下对 $\text{CO}_2$ 有较强的同化能力的优势,光合“午休”现象较轻,能保持较高的净光合速率;②光合作用的关键酶Rubisco活性和叶绿素含量较高,增强了重穗型杂交稻对 $\text{CO}_2$ 的同化能力;③气孔密度、气孔开度和气孔开度积的增大,尤其是气孔开度积的提高是重穗型杂交稻光合“午休”现象较轻、净光合速率较高的更重要的气孔因素。

戚昌翰等曾指出,大穗型水稻高产的主要原因是前期干物质积累多且后期转运率高<sup>[5]</sup>;但凌启鸿则认为抽穗期干物质积累量与产量没有明显关系,水稻产量的高低决定于抽穗至成熟的光合生产能力<sup>[12]</sup>;严进明的研究结果认为,重穗型杂种稻抽穗后光合能力强,但光合产物的运转效率差<sup>[6]</sup>。本研究结果发现,齐穗前干物质的积累量在重、中、轻穗型品种间差异甚小,而齐穗后光合产物的积累量则是重穗型品种明显高于中、轻穗型品种,且齐穗后的干物质积累量与籽粒产量呈极显著正相关,相关系数 $r$ 为0.6686( $P < 0.01$ ),说明重穗型杂交稻抽穗后物质积累优势明显,其产量潜力大与其齐穗后的光合生产能力强密切相关。而且,重穗型品种茎鞘物质向穗部的转运率和转化率也均远高于中、轻穗型品种,表明重穗型品种不仅齐穗后的光合生产能力强,而且光合产物向穗部的运转效率也高,其运转率高的可能原因是①输导组织发达,物质运转流畅<sup>[4]</sup>;②籽粒库大,库的受容活性高,即籽粒“攫取”光合产物的能力强。

近年来开展的水稻超高产育种和高光效生理育种研究表明,增大库容量、提高单穗重是实现水稻超高产的一个重要的目标性状,在塑造理想株型、优化产量构成的基础上,选育高光合速率的品种是进一步提高水稻产量的有效途径<sup>[7]</sup>。由于光合速率在水稻品种间存在显著差异,这就为水稻育种家们开展水稻高光效生理育种提供了选择空间。本研究结果也表明:以穗大粒多、单穗重大为目标,配合理想的株型因子,筛选、聚合各种优良基因,通过育种家们的选育艺术,选育出:根系强大且后期根、叶不早衰,叶片气孔性优良,光合“午休”现象轻或无“午休”



现象,光合速率高、光合生产力强,光合产物转运效率高的重穗型杂交稻是可能的,重穗型杂交稻选育可能是水稻高光效、超高产育种的有效途径之一。同时,在重穗型杂交稻的栽培技术上,必须注重其后期

的肥水管理,延缓抽穗后根、叶的衰老,以充分发挥重穗型品种的后期生长优势,提高其光合生产力,保证“源”的充足供应。

#### 参考文献:

- [1] 袁隆平.杂交水稻超高产育种[J].杂交水稻,1997,12(6):1~3.
- [2] 周开达,马玉清,刘太清,沈茂松,潘生华.杂交水稻亚种间重穗型组合的选育—杂交水稻超高产育种的理论与实践[J].四川农业大学学报,1995,13(4):403~407.
- [3] 马均,黎汉云,李仕贵,田彦华,高克铭.重穗型杂交稻冈优527的生理特性及高产栽培技术研究[J].西南农业学报,2001,14(4):29~33.
- [4] 马均,马文波,周开达,汪旭东,田彦华,明东风,许凤英.重穗型杂交稻穗颈节间维管束与籽粒充实关系的研究[J].中国农业科学,2002,35(5):576~579.
- [5] 戚昌瀚.水稻品种的库源关系与调节对策简论[J].江西农业大学学报,1993,15(3):1~5.
- [6] 严进明,翟虎渠,张荣毓,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[J].作物学报,2001,27(2):261~266.
- [7] 曹树青,翟虎渠,张荣毓.不同类型水稻品种叶源量及有关光合生理指标的研究[J].中国水稻科学,1999,13(2):91~94.
- [8] 朱庆森,曹显祖,骆亦其.水稻籽粒灌浆的生长分析[J].作物学报,1988,14(3):182~193.
- [9] 陈温福,程红卫,刘丽霞,徐正进,侯秀英.稻叶气孔性状研究新方法[J].作物学报,2000,26(5):623~626.
- [10] 张宪政.作物生理研究法[M].北京:农业出版社,1992:132~133.
- [11] Jiang De-an, Lu Qing, Wang Xiao-yan, Zheng B S, Xi H F. Role of key enzymes for photosynthesis in the diurnal changes of photosynthetic rate in rice[J]. Acta Agronomica Sinica. 2001,27(3):301~307(in English).
- [12] 凌启鸿.作物群体质量[M].上海:上海科学技术出版社,2000.

## Studies on the Grain Yield and some Characteristics of Physiology and Biochemistry in Heavy Panicle Type of Hybrid Rice

MA Jun<sup>1</sup>, MA Wen-bo<sup>1</sup>, MING Dong-feng<sup>1</sup>, ZHU Qing-sen<sup>2</sup>, Yang Jian-chang<sup>2</sup>, ZHOU Kai-da<sup>1</sup>

(1. Rice Research Institute of Sichuan Agricultural University, Wenjiang 611130, Sichuan;

2. Agricultural College of Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu)

**Abstract:** Using 18 indica rice varieties with different panicle weight, the grain yield and some characteristics of physiology and biochemistry in heavy panicle type of hybrid rice (HPT) were studied. The results showed that the HPT hybrid rice had higher grain yield than medium panicle type (MPT) and light panicle type (LPT) rice. High grain yields in HPT hybrid rice were mainly due to large weight of single panicle, which was mainly determined by the large number of spikelets per panicle and their good grain-filling. The rich source to fill the large sink of HPT hybrid rice came from the proper low LAI, high rate of highly effective leaf area, the slow senescence of leaf and root and the high-level photosynthetic capacity in late growing period. The reason for the high net photosynthetic rate of the flag leaf in HPT hybrid rice as compared with MPT and LPT rice was the increase of Rubisco activities and chlorophyll content, and keeping high assimilate ability to CO<sub>2</sub> under high and low light intensity, high temperature and low CO<sub>2</sub> content, and light midday depression and wide adaptability to environmental conditions. The high net photosynthetic rate of HPT hybrid rice might be also the results of its excellent stomatal characteristics and higher total quantity of stomatal opening degrees (stomatal density × stomatal opening degrees). There was a large amount of dry matter production after heading and obvious high assimilate's transformation to panicle in HPT hybrid rice.

**Key words:** Heavy panicle type; Hybrid rice; Photosynthetic characteristics; Assimilate's accumulation and transformation; High yield breeding and culturing