

文章编号: 1004-8227(2011)05-0635-06

双季超级稻的生长与光合特性研究

王卫^{1,2}, 陈安磊¹, 谢小立^{1*}, 谢永宏¹

(1. 中国科学院亚热带农业生态研究所 亚热带农业生态过程重点实验室, 湖南 长沙 410125;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要: 分别以金优 402 和黄华占为对照, 研究了超级稻早稻株两优 819 和晚稻丰源优 299 的生长及光合特性。株两优 819 分蘖数低于对照, 但成穗率较高, 最终形成较高的有效穗数, 叶面积指数和生物量累积速率在前期高于对照, 但在后期低于对照。整个生育期的单叶净光合速率与对照无显著差异, 灌浆期叶绿素荧光参数与对照无显著差异。丰源优 299 分蘖数和有效分蘖低于对照, 但一直保持叶面积指数的较大优势, 生长中后期的光合速率显著高于对照, 所以生物量较高。在灌浆期, 在最小荧光 F_0 、最大荧光 F_m 和最大量子效率 F_v/F_m 方面, 丰源优 299 与对照均无显著差异, 而在光下即时荧光 F_t 、光下最大荧光 F_m' 、实际量子效率 F_v'/F_m' 、表观光合电子传递速率 ETR 、光化学淬灭系数 qP 和非光化学淬灭系数 NPQ 等方面丰源优 299 高于对照。株两优 819 和丰源优 299 均表现出高产特性, 分别比对照产量高出 16.29% 和 5.44%, 但其高产机理有所不同。前期较高的生物量积累和后期较高的光合产物运转效率是早稻株两优 819 高产的主要原因, 而中后期较高的光合能力以及高收获指数是晚稻丰源优 299 高产的主要原因。

关键词: 超级稻; 生长特性; 光合特性; 高产

文献标识码: A

水稻产量形成的过程就是干物质积累与分配的过程, 而水稻干重的 90% ~ 95% 来自光合作用。通过增加叶面积和提高叶片光合速率皆能提高干物质的积累。株型育种的主要原理之一就是通过选育叶片直立的耐密型品种, 增加了最适叶面积指数, 提高了群体光合生产能力, 从而使产量上升。研究表明不同品种间光合速率存在差异^[1,2]。在适宜株型的基础上和保证收获指数的前提下, 如能利用杂交或分子育种技术手段来提高水稻的光合速率, 将会进一步增加水稻生物量积累和经济产量。自 1996 年我国开始执行中国超级稻计划以来, 已经选育出很多的超级稻品种, 两优培九是其中典型的超级稻品种, 众多研究表明两优培九的叶片具有光合速率高、光合功能期长、抗旱衰、耐光抑制和耐光氧化等特点^[3-9], 但关于两优培九的光合产物的运转效率和分配指数的研究结论并不一致, 严进明等^[3]认为与对照汕优 63 相比两优培九的光合产物运转较差、分配到穗的比例较低, 而陈炳松等^[4]的研究结论则相反。本研究选用株两优 819(早稻)和丰源优 299(晚

稻)为研究对象, 通过对其生长与光合特性的研究, 探明其光合产物的运转效率和分配指数的差异性及成因, 旨在为超级稻品种的选育和栽培提供理论依据和参考。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验于 2008 年 4 月至 10 月在中国科学院桃源农业生态试验站(111°27' E, 28°55' N)进行。该地年平均气温为 16.5℃, 年降水量为 1447.9 mm, 年日照时数为 1531.4 h, 年太阳辐射总量为 427.5 kJ/cm²。

1.2 试验设计

双季稻种植, 随机区组设计, 重复 3 次, 小区面积 75 m²。早稻为株两优 819(超级稻 SR1)和金优 402(CK1); 晚稻为丰源优 299(超级稻 SR2)和黄华占(CK2)。栽植密度: 早稻为 20 cm × 20 cm, 晚稻为 20 cm × 25 cm。按当地常规技术进行田间各项管理。

收稿日期: 2010-06-25; 修回日期: 2010-08-31

基金项目: 国家 973 计划资助项目(2005CB121106-03)

作者简介: 王卫(1981~), 男, 安徽省怀远人, 博士研究生, 主要从事水稻生理生态研究。E-mail: vi_king@126.com

* 通讯作者, E-mail: xlx@isa.ac.cn

选定的超级稻品种均具有代表性。株两优 819 于 2003 年参加湖南、江西、湖北等省的早稻区试; 2005 年通过湖南省农作物品种审定委员会审定。该品种 2005 年在湖南岳阳、常德、湘乡等地示范种植, 表现出丰产稳产等特点。丰源优 299 于 2004 年通过湖南省农作物品种审定委员会审定; 于 2005 年被农业部推荐为全国 28 个符合超级稻标准的主导水稻品种之一。该品种属三系杂交中熟晚籼稻, 在湖南省作双季晚稻种植。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 茎蘖动态: 每小区选取 10 株定点调查, 5 d 一次。

1.3.2 叶面积指数与生物量: 自水稻分蘖期(移栽后 15~ 20 d), 每隔 10 d 取样一次, 每小区取 3 株。用激光叶面积测定仪(CI- 203, 美国)测定叶面积, 计算叶面积指数; 植株样烘干, 计算生物量。

1.3.3 净光合速率(Pn): 在分蘖期、孕穗期和灌浆期, 选择晴天的 9: 30~ 11: 30, 用便携式光合作用测定仪(Li- 6400, 美国)测定顶端全展叶片中部正面的净光合速率; 光强设置为 $1\,500\,\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, 叶室温度设置与测定时的环境温度相当。每小区重复 3~ 5 次。

1.3.4 叶绿素荧光参数和快速光响应曲线: 在灌浆期使用便携式荧光仪(MINI-PAM, 德国)测定暗适应荧光诱导曲线, 光化光设置为 $600\,\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。

同时期选择晴天上午测最新全展叶片中部正面荧光快速响应曲线。各参数计算公式为: $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$, $F_v'/F_m' = (F_m' - F_t)/F_m'$, $ETR = PAR \times 0.5 \times 0.84 \times F_v'/F_m'$, $qP = (F_m' - F)/ (F_m' - F_o)$, $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$ 。

1.3.5 考种: 在成熟期每小区取样 3 株, 烘干后进行考种, 调查穗实粒数、结实率、千粒重、生物量和收获指数(收获指数= 籽粒重/总生物量)等数据。收割后进行小区计产, 谷场晒干后取 1 kg 小样烘干测定稻谷含水量, 最后统一按 14% 含水率来统计水稻产量。

1.4 数据处理

所有数据均使用 Excel2003、STATISTICA 6.0 与 SPSS15.0 统计分析软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 不同品种双季稻生长特性

2.1.1 茎蘖动态

不同水稻品种分蘖动态见图 1。早、晚稻在移栽 27 d 左右达到分蘖盛期, 然后开始逐渐下降。早稻株两优 819 的分蘖能力低于对照金优 402, 但由于其无效分蘖少成穗率较高, 其有效穗数高于金优 402。晚稻丰源优 299 的最大分蘖数和有效穗数均低于对照黄华占, 其茎蘖数在中后期明显低于对照。

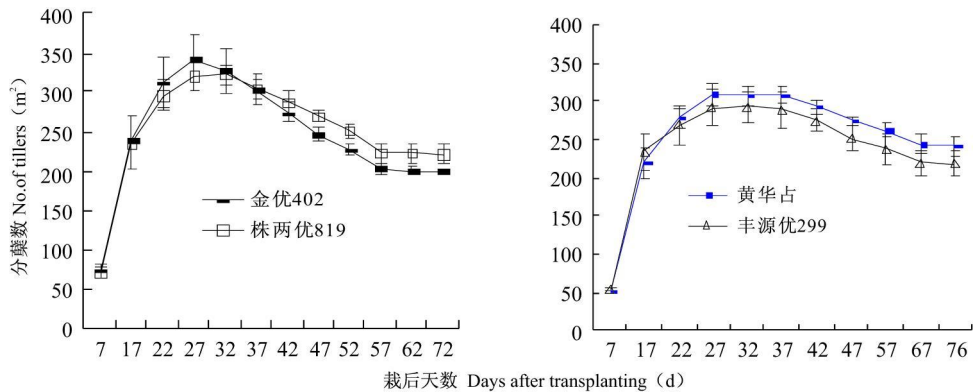


图 1 不同水稻品种分蘖动态

Fig. 1 Dynamic Change of Tiller Number of Different Rice Cultivars

2.1.2 叶面积指数

不同水稻品种叶面积指数动态变化见图 2。叶片是水稻产量形成所需物质的主要供给者^[10]。早稻的叶面积指数在移栽后 37 d 左右达到最大, 晚稻的叶面积指数在移栽后 47 d 左右达到最大。在生育中前期早稻株两优 819 叶面积指数高于金优

402, 但在中后期株两优 819 叶片衰老过快, 而金优 402 则保持较多的绿叶面积。晚稻丰源优 299 叶面积指数在生育中后期均高于黄华占, 在栽后第 47 d 和栽后第 57 d 分别高出 8.55% 和 11.41%, 表现出较高的截获光的能力。

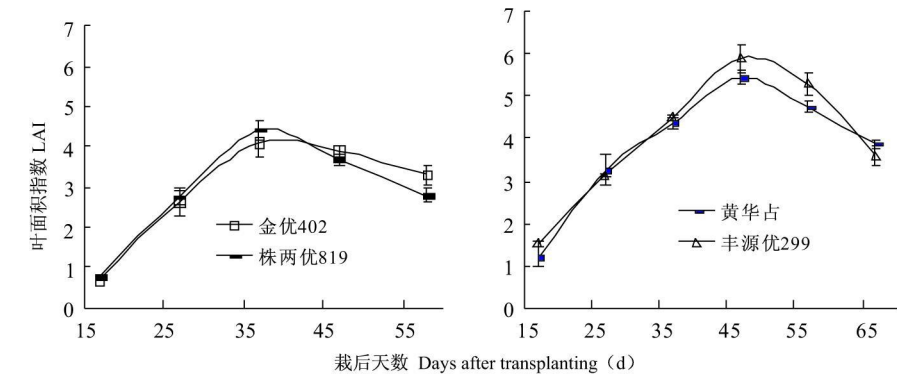


图 2 不同水稻品种叶面积指数动态变化

Fig. 2 Dynamic Change of Leaf Area Index of Different Rice Cultivars

2. 1. 3 生物量

不同水稻品种生物量动态变化见图 3。早稻株两优 819 在栽后 47 d 前生物量累积速率高于对照金优 402, 此后由于叶面积衰退较快, 生物量累积速率低于对照金优 402, 到了成熟期生物量优势消失。

在栽后 47 d 时, 株两优 819 累积的生物量占成熟期生物量的 67. 36%, 而对照仅为 51. 97%。晚稻收获期丰源优 299 与对照黄华占相比累积的生物量较多, 在生育后期表现出较高的生物量优势。

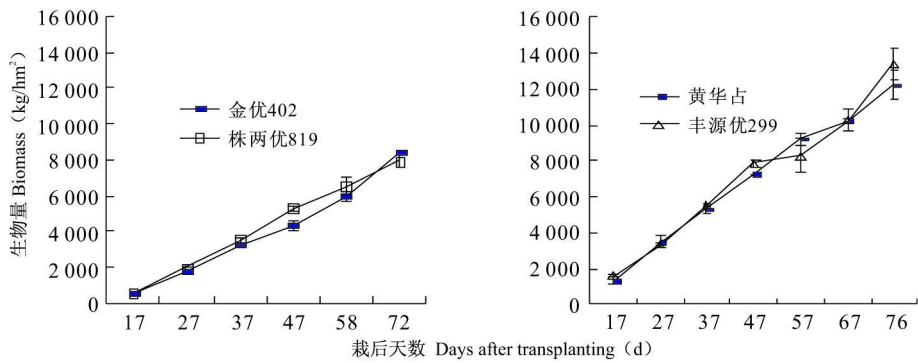


图 3 不同水稻品种生物量动态变化

Fig. 3 Dynamic Change of Biomass of Different Rice Cultivars

2. 1. 4 产量构成

不同水稻品种的产量构成差异分析见表 1。早稻株两优 819 比对照金优 402 产量高出 16. 29%, 晚稻丰源优 299 比对照黄华占产量高出 5. 44%。有效穗数和穗实粒数在早晚稻之间表现不一致。早稻株两优 819 的有效穗较高, 但与对照金优 402 相

比, 穗实粒数稍低。晚稻丰源优 299 的有效穗较低, 但其穗实粒数高于对照黄华占, 表现出重穗型特征。在结实率和收获指数方面, 不论是早稻还是晚稻, 超级稻品种均显著高于对照。可见光合产物更高比例地向稻穗转移是超级稻高产的特征之一。

表 1 不同水稻品种的产量构成差异分析

Tab. 1 Variance Analysis on Yield Components of Different Rice Cultivars

品种 Cultivar	产量 Yield (kg/ hm ²)	有效穗 Productive ears(No. / m ²)	穗实粒数 Grain per ear(No. / ear)	结实率 Maturing rate(%)	千粒重 1000- grain wt. (g)	收获指数 Harvest index
早稻 Early rice						
株两优 819	5 588 a	221. 6 a	75. 1 a	75. 9 a	24. 40 a	0. 508 a
金优 402	4 805 b	198. 3 a	77. 3 a	63. 8 b	25. 37 a	0. 456 b
晚稻 Late rice						
丰源优 299	6 205 a	220. 6 a	115. 9 a	81. 3 a	26. 12 a	0. 492 a
黄华占	5 885 a	252. 0 a	92. 9 a	71. 8 a	22. 70 b	0. 432 b

注: 同一列数据后不同字母表示差异达 5% 显著水平。
© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

2.2 不同品种水稻叶片光合特性差异

2.2.1 净光合速率

各水稻品种不同时期的单叶净光合速率差异见表 2。早稻期间, 株两优 819 与对照金优 402 相比, 在分蘖期、孕穗期和灌浆期的单叶净光合速率均无明显差异。晚稻期间, 丰源优 299 在分蘖期的光合速率低于对照黄华占, 但在孕穗期和灌浆期, 其单叶净光合速率均显著高于对照黄华占, 分别高出 6.3% 和 5.9%。可见并非所有的超级稻品种叶片均具有高光合速率特性。

表 2 不同水稻品种的净光合速率差异分析
Tab.2 Variance Analysis on Net Photosynthetic Rate of Different Rice Cultivars($\text{CO}_2 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)

品种 Cultivar	分蘖期 Tillering stage	孕穗期 Booting stage	灌浆期 Filling stage
早稻 Early rice			
株两优 819	22.02 a	20.80 a	22.19 a
金优 402	22.03 a	20.53 a	22.63 a
晚稻 Late rice			
丰源优 299	29.21 b	22.28 a	23.56 a
黄华占	31.77 a	20.88 b	22.24 b

注: 同一列数据后不同字母表示差异达 5% 显著水平.

表 3 不同水稻品种灌浆期叶绿素荧光参数差异分析

Tab.3 Variance Analysis on Chlorophyll Fluorescence Parameters of Different Rice Cultivars at Filling Stage

品种 Cultivar	Fo	Fm	Fv/Fm	Ft	Fm'	Fv'/Fm'	ETR	qP	NPQ
早稻 Early rice									
金优 402	207.0 a	1 218.8 a	0.830 a	268.8 a	379.6 a	0.291 a	73.38 a	0.643 a	2.214 a
株两优 819	201.3 a	1 184.5 a	0.829 a	256.8 a	363.2 a	0.293 a	73.71 a	0.664 a	2.276 a
晚稻 Late rice									
丰源优 299	187.6 a	1 042.0 a	0.819 a	255.0 a	411.8 a	0.380 b	95.71 b	0.710 a	1.560 a
黄华占	185.7 a	1 054.7 a	0.823 a	230.3 a	383.8 a	0.399 a	100.63 a	0.779 a	1.753 a

注: 同一列数据后不同字母表示差异达 5% 显著水平.

2.2.3 快速光响应曲线

灌浆期各品种快速光响应曲线如图 4 所示。早稻期间, 当光强在低于 $1\ 200 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时, 两优 819 和金优 402 的 ETR 值差异微小; 当光强高于 $1\ 500 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时, 金优 402 ETR 下降较快, 表现出光抑制, 而株两优 819 表现出较高的耐光抑制能力。晚稻期间, 当光强低于 $400 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时, 丰源优 299 和黄华占的 ETR 值差异微小; 当光强超过 $500 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, 丰源优 299 的 ETR 值一直高于对照黄华占, 且在超高光强下 ETR 值下调较少, 有较高的光合和耐光抑制能力。

2.2.2 叶绿素荧光参数

早晚稻灌浆期不同水稻品种叶绿素荧光参数差异见表 3。早晚稻同季各品种的最小荧光 F_o 、最大荧光 F_m 以及最大量子效率 F_v/F_m 相差微小。最大量子效率 F_v/F_m 表征叶片开放的 PS II 反应中心能量捕捉效率^[11], 可见各品种 PS II 最大光合潜力并无差异。 F_v'/F_m' 表征开放的 PS II 反应中心激发能捕获效率, 即作用光存在时 PS II 的实际的量子效率^[11]。光下即时荧光 F_t 和光下最大荧光 F_m' 与 F_v'/F_m' 密切相关。早稻株两优 819 和金优 402 F_t 和 F_m' 相差较小, 其 F_v'/F_m' 也相差很小。晚稻丰源优 299 和黄华占 F_t 和 F_m' 相差较大, 其 F_v'/F_m' 也相差较大, 达到了显著水平。表观光合电子传递速率 ETR 为 F_v'/F_m' 和一个常数的乘积, 所以 ETR 与 F_v'/F_m' 的规律相同。光化学猝灭系数 qP 是表示总 PS II 反应中心中开放的反应中心所占的比例^[11]。qP 越大说明叶片的光合能力越高。非光化学猝灭系数 NPQ 表示天线系统中的热耗散引起的非光化学猝灭^[12]。NPQ 越大, 说明植物热耗散越大, 抗逆性越强。株两优 819 和金优 402 的 qP 和 NPQ 差异微小; 丰源优 299 的 qP 和 NPQ 均高于黄华占。以上说明株两优 819 和金优 402 的光合能力相当, 而丰源优 299 的光合能力和抗逆性要强于黄华占。

3 讨论与小结

一些研究表明超级杂交稻具有最高分蘖数低、分蘖成穗率高、光合能力强、有效库容量和齐穗后干物质积累量大、源库协调性好、收获指数高等特点^[7, 8, 13, 14]。本研究参试超级稻品种分别具有其中的部分特性, 说明其具备高产的潜力。

超高产杂交稻抽穗前茎鞘中能积累较多的光合产物并能有效运转至籽粒^[15]。本研究结果表明超级稻株两优 819 和丰源优 299 较对照均表现出高产

特性。对早稻株两优 819 而言, 其前期积累的干物质更多比例地转移稻籽粒是其高产的主要因素。而晚稻丰源优 299 不仅籽粒干物质的分配比例较高,

而且其较高的光合能力为其积累了更多的生物量, 同时具备了两个高产特性。

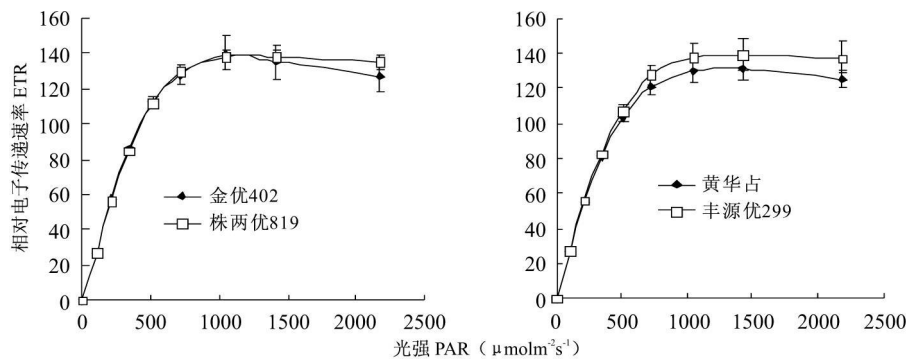


图 4 不同水稻品种灌浆期快速光曲线

Fig.4 Rapid Light Curves of Different Rice Cultivars at Filling Stage

水稻产量与净光合速率呈显著正相关^[16,17], 能够切合籽粒灌浆需求的光合特性是实现水稻超高产的关键环节^[2], 较强的叶片碳同化能力可为籽粒灌浆提供较多的光合产物而表现为较高的籽粒产量^[18]。重穗型水稻在齐穗后的剑叶净光合速率明显高于中、轻穗型品种, 抽穗后物质积累的优势明显^[19]。本研究显示这些结果与晚稻丰源优 299 表现较为一致。晚稻丰源优 299 不仅具有较高的净光合速率, 而且叶面积指数也较高, 较好的满足了籽粒灌浆需求。但超级杂交稻存在适宜的种植区域, 只有在光温和土壤等条件都非常适宜的条件下, 才能充分表现出超高产潜力^[20]。水稻光合能力和光合产物的运转与外界环境因子密切相关, 水稻适应环境的能力主要由其自身因素决定, 品种之间抗逆性有所不同, 其高产特性可能会大打折扣。本研究期间阴雨天较多引起光照不足, 但超级杂交稻的产量依然高于对照, 可见超级杂交稻在较差的生态条件下, 仍具有一定的抗减产风险性。

综上所述, 不同的超级稻品种实现高产的途径有所不同, 增加生物产量和兼顾收获指数是超级稻高产的重要机理。增加生物量需要水稻具有较高的光合生产能力, 主要表现为净光合速率高和叶面积指数高两个方面。

参考文献:

[1] 曹树青, 翟虎渠, 杨图南, 等. 水稻种质资源光合速率及光合功能期的研究[J]. 中国水稻科学, 2001, 15(1): 29~ 34.

[2] 童 平, 杨 世, 马 均, 等. 不同水稻品种在不同光照条件下的光合特性及干物质积累[J]. 应用生态学报, 2008, 19(3): 505

~ 511.

[3] 严进明, 翟虎渠, 张荣锐, 等. 重穗型杂种稻光合作用和光合产物运转特性研究[J]. 作物学报, 2001, 27(2): 261~ 266.

[4] 陈炳松, 张云华, 李 霞, 等. 超级杂交稻两优培九生育后期的光合特性和同化产物的分配[J]. 作物学报, 2002, 28(6): 777~ 782.

[5] 李 霞, 焦德茂. 超级杂交稻两优培九的光合生理特性[J]. 江苏农业学报, 2002, 18(1): 9~ 13.

[6] 欧志英, 彭长连, 阳成伟, 等. 超高产水稻剑叶的高效光合特性[J]. 热带亚热带植物学报, 2003, 11(1): 1~ 6.

[7] 刘 辉, 徐孟亮, 吴厚雄, 等. 高产杂交稻两优培九生育后期光合性能的研究[J]. 农业现代化研究, 2004, 25(3): 225~ 227.

[8] 王富荣, 张云华, 焦德茂, 等. 超级杂交稻两优培九及其亲本生育后期的光抑制和早衰特性[J]. 作物学报, 2004, 30(4): 393~ 397.

[9] 王贵民, 陈国祥, 张美萍, 等. 高产杂交水稻剑叶全展后主要光合生理特征的研究[J]. 核农学报, 2008, 22(5): 697~ 700.

[10] 叶文培, 王开峰, 王凯荣, 等. 长期有机物循环对红壤稻田养分及水稻生长的影响[J]. 长江流域资源与环境, 2008, 17(5): 746~ 750.

[11] 许大全. 光合作用效率 M]. 上海科学技术出版社, 2002: 30~ 35.

[12] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 444~ 448

[13] 吴合洲, 马 均, 王贺正, 等. 超级杂交稻的生长发育和产量形成特性研究[J]. 杂交水稻, 2007, 22(5): 57~ 62.

[14] 袁小乐, 潘晓华, 石庆华, 等. 超级早、晚稻品种的源库协调性[J]. 作物学报, 2009, 35(9): 1744~ 1748.

[15] 刘建丰, 袁隆平, 邓启云, 等. 超高产杂交稻的光合特性研究[J]. 中国农业科学, 2005, 38(2): 258~ 264.

[16] 翟虎渠, 李良璧, 闵绍楷, 等. 超高产杂交稻灌浆期光合功能与产量的关系[J]. 中国科学(C 辑), 2002, 32(3): 211~ 217.

[17] 贺安娜, 何 超, 徐良骏. 不同超高产杂交稻生育后期光合性能的比较[J]. 湖北农业科学, 2009, 48(5): 1064~ 1066.

[18] 曹树青, 翟虎渠, 钮中一, 等. 不同产量潜力水稻品种的剑叶光

[19] 马 均, 朱庆森, 马文波, 等. 重穗型水稻光合作用、物质积累与运转的研究[J] . 中国农业科学, 2003, 36(4) : 375~ 381.

[20] 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) : 1 927~ 1 936.

合特性研究[J] . 南京农业大学学报, 2000, 23(3) : 1~ 4.

GROWTH AND PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS
OF EARLY AND LATE SUPER HYBRID RICE

WANG Wei^{1,2}, CHEN An-lei¹, XIE Xiao-li¹, XIE Yong-hong¹

(1. Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The growth and photosynthetic characteristics of two kinds of super hybrid rice, early rice Zhuliangyou 819 and late rice Fengyuanyou 299, were studied respectively with Jinyou 402 and Huanghuazhan as CK. Zhuliangyou 819 had less tillers than the CK, but its higher percentage of productive tillers led to more panicles. It had higher leaf area index and biomass accumulation rate in the early stage but lower in the latter stage compared with the CK. In the whole growth period, there was no significant difference in photosynthetic rate between Zhulianyou 819 and the CK, and at filling stage, there was no significant difference in all chlorophyll fluorescence parameters either. Fengyuanyou 299 had less tillers and productive tillers than the CK, but it had higher biomass because it maintained an obvious advantage in leaf area index, and its photosynthetic rate was significantly higher than that of the CK at the middle and late stages of growth. At filling stage, there was no significant difference in initial fluorescence (Fo), maximal fluorescence (Fm) and maximum quantum yield of PSII (Fv/Fm), but Fengyuanyou 299 was higher than the CK in the parameters including instantaneous fluorescence (Ft), maxim fluorescence at actinic light (Fm'), effective quantum yield of PS II (Fv'/Fm'), apparent photosynthetic electron transport rate (ETR), photochemical quenching coefficient (qp) and non-photochemical quenching coefficient (NPQ). Both Zhuliangyou 819 and Fengyuanyou 299 showed high yield characteristics, with the yield being 16. 29% and 5. 44% respectively higher than that of the CK, but the reasons differed. Zhuliangyou 819's high yield lied in its higher biomass accumulation at early stage and higher photosynthetic transport efficiency, while Fengyuanyou 299's high yield lied in its higher photosynthetic capacity at the middle and late stages and higher harvest index.

Key words: super hybrid rice; growth characteristics; photosynthesis characteristics; high yield