

## 粳稻胚乳细胞增殖与蔗糖代谢的关系

刘琳, 吕文彦\*, 呼楠, 关博, 程海涛, 曹萍, 杨宏楠, 冯章丽, 常海龙

沈阳农业大学农学院, 沈阳110866

**摘要:** 蔗糖代谢为水稻胚乳发育提供物质和能量。为明确二者的量化关系, 本研究通过调节源库关系获得不同源供应水平下的代表性粒位籽粒, 进而分析了蔗糖、果糖、葡萄糖及可溶性总糖的含量与胚乳细胞增殖的关系。结果表明, 改变品种的源库比例(源大库小), 下部粒位籽粒胚乳细胞数目明显增加, 总体上, 可溶性总糖含量与细胞数目呈极显著负相关, 与细胞增殖速率呈极显著正相关, 高的蔗糖/葡萄糖、蔗糖/果糖有利于胚乳细胞数目增多。在细胞增殖前期(花后5 d), 高葡萄糖、己糖含量有利于提高胚乳细胞数目, 高葡萄糖含量还可提高细胞增殖速率。细胞增殖中后期(花后7 d), 蔗糖、果糖和葡萄糖含量与胚乳细胞数目、增殖速率呈显著负相关。

**关键词:** 粳稻; 胚乳细胞增殖; 糖代谢; 源库关系

## Relationship between Sucrose Metabolism and Endosperm Cell Proliferation in japonica Rice

LIU Lin, LÜ Wen-Yan\*, HU Nan, GUAN Bo, CHENG Hai-Tao, CAO Ping, YANG Hong-Nan, FENG Zhang-Li, CHANG Hai-Long  
*College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China*

**Abstract:** The sucrose metabolism provides materials and energy for endosperm development of rice. To quantify the relationship between sucrose metabolism and endosperm development, the representative kernels at different parts of spikes with different source supply levels were obtained by regulating the source/sink ratio, and the relationships of endosperm cell proliferation and the contents of sucrose, fructose, glucose and total soluble sugar were analyzed respectively. The results showed that, increasing the source/sink ratio (small reservoir and large source) significantly increased the number of endosperm cells of the kernels at lower part of spikes. Overall, total soluble sugar contents were negatively related to the number of cells significantly but were positively related to cell proliferation rate significantly. High sucrose/glucose or sucrose/fructose ratio was helpful to an increase of the of endosperm cell number. At the early stage of cell proliferation (5 days after flowering), high glucose and hexose levels could improve the cell number, and high glucose could improve cell proliferation rate. At middle and late stages of cell proliferation (7 days after flowering), the contents of sucrose, fructose and glucose were negatively related to the number and proliferation rate of endosperm cells significantly.

**Key words:** japonica rice; proliferation of endosperm cell; glycometabolism; source-sink relationship

禾本科作物及某些豆类作物的种子是主要的收获器官, 因而其籽粒重量主要决定于籽粒的胚乳细胞数和单细胞的充实能力(王蔚华等2003; 张祖建等1998a, c; 杨建昌等1999; Keeling等1993; 郭文善等1997)。张祖建等(1998b, c)、杨建昌等(1999)和Liang等(2001)研究表明, 水稻晚开花(或着生在二次枝梗上)的弱势粒比早开花(或着生在一次枝梗上)的强势粒重低, 其主要原因在于弱势粒胚乳细胞数目比强势粒少, 丁君辉等(2003)、杨建昌(2010)、Yang和Zhang (2010)认为, 这种弱势粒胚乳发育特点已经成为制约我国当前水稻单产进一步提高的瓶颈之一。胚乳细胞发育首先决

定于物质与能量供应。在胚乳发育时, 源制造的光合产物以蔗糖为主要形式, 一般首先通过维管束和胞间连丝系统运输到果皮, 在果皮与糊粉层之间, 大部分蔗糖经转化酶的催化, 分解为己糖, 通过己糖转运蛋白进入糊粉层, 也有一部分蔗糖通过蔗糖转运蛋白直接进入胚乳(Takeda等2001; Krishnan和Dayanandan 2003)。在胚乳细胞增殖期, 细胞内的蔗糖大部分经蔗糖转化酶不可逆的

收稿 2011-07-27 修定 2011-08-16

资助 国家自然科学基金(30871468/c11201)、辽宁省教育厅科研基金(2009A637)和辽宁省自然科学基金(20102194)。

\* 通讯作者(E-mail: lwyzxr@163.com; Tel: 024-88487135)。

水解成为葡萄糖和果糖。大量研究认为, 这些己糖分子具有双重功能: 其一, 可以为细胞提供基础碳源(合成细胞壁)和能量(ATP) (Borisjuk等1998; Vilhar等2002; Weber等1996; Hirose等1996)。其二, 还可作为信号分子启动和加强胚乳细胞的分裂, 并最终决定胚乳细胞的数目(Hirose等2002; León和Sheen 2003; Rolland等2002; Lara等2004)。糖的一些作用是通过生物体内的糖感知系统实现的, 该系统能根据糖信号的强度, 调节与糖代谢有关的酶活性和基因表达(Koch 1996; Koch等1992; Xu等1996)。Yang和Zhang (2006)、Zhang等(2009)研究认为, 增强蔗糖转化酶活性(或基因表达), 可以提高蔗糖向淀粉转化效率, 进而促进籽粒充实。Weber等(1995)对离体培养的蚕豆子叶提供己糖, 抑制了一种主要贮藏蛋白基因的表达, 这说明己糖分子可能通过抑制贮藏蛋白基因的表达来维持细胞分裂。但在棉花的研究中发现, 早期棉纤维利用蔗糖作为营养和渗透物质即信号分子来促进纤维细胞的始发和伸长(Ruan等2000, 2001, 2003)。在水稻、玉米中也发现, 库细胞内较高的蔗糖和可溶性糖含量对细胞增殖有促进作用, 且其浓度随胚乳发育而降低(张祖建等1998a; 王蔚华等2003)。

综上所述, 虽然蔗糖本身并非细胞分裂所必须, 但胚乳细胞数目增殖的多寡与蔗糖代谢密切相关, 深入剖析蔗糖及其代谢产物与胚乳细胞增殖的关系, 对于明确粒间胚乳细胞数目差异形成的机理有重要意义。为此, 本研究分析了不同营养竞争状态下, 胚乳细胞数目形成与蔗糖、葡萄糖、果糖和可溶性总糖的浓度变化之间的联系, 从而为明确糖代谢对胚乳细胞增殖的潜在影响及调控机制奠定一定的理论基础。

## 材料与方法

### 1 试验设计

供试品种为直立穗型粳稻(*Oryza sativa* L. spp. *japonica*) ‘辽星1号’, 试验于2010年在沈阳农业大学水稻试验田进行, 小区行长3 m, 8行区, 株、行距为13.3 cm×30 cm, 田间随机区组排列, 3次重复, 4月中旬播种, 5月中旬移栽, 常规水肥管理。于齐穗期挂牌标记中间行(去除边行)大小接近、穗颈抽出叶鞘0~1 cm的稻穗500穗左右, 然后

根据穗上枝梗数目, 进行保留全穗和保留下部1/3穗的减库处理。假设标记当日为上部粒位颖花开花日期, 依据水稻开花规律, 下部枝梗籽粒受精时间后推4 d。

### 2 测定指标及方法

于标记日后第2、3、5、7、9、11、13天的15:00, 每个处理依据子房发育阶段每次取30~60穗不等, 按上、下粒位及一、二次枝梗分开, 获得不同粒位的强弱势粒。规定一次枝梗籽粒2、3、4、5粒为强势粒, 二次枝梗籽粒2、3、4粒为弱势粒。

#### 2.1 胚乳细胞计数的测定

取每个处理样品30粒左右, 分别放入装有卡诺液的青霉素小瓶中, 抽气固定24 h后, 保存于70%的酒精中, 参照张祖建等(1996)和郭文善等(1995)的方法测定胚乳细胞数, 3次重复, 每次重复测定5个视野。其中胚乳细胞数按公式[胚乳细胞数(粒)=(视野中平均细胞数×滤膜面积/视野面积)×(酶解液体积/用于抽滤的悬浮细胞液体积)×(1/酶解的籽粒数)]计算, 利用Logistic方程模拟不同粒位籽粒胚乳细胞增殖速率曲线。

#### 2.2 糖的测定

将剩余籽粒测定鲜重后分别放入信封中, 做好标记, 于烘箱中105 °C杀青15 min后保存, 全部样品取齐后, 80 °C烘干24 h, 剥除颖壳、测定糙米干重后保存于自封袋中(梁康迺等2003), 用于测定可溶性总糖、蔗糖、葡萄糖(张志良和瞿伟菁2003)和果糖(哈森其木格和贺锋嘎2002)含量, 3次重复。

#### 2.3 数据分析

数据采用DPS v6.50进行分析, 利用Microsoft Excel 2003软件作图。

## 实验结果

### 1 不同粒位、不同源供应水平下胚乳细胞增殖的动态变化

利用Logistic方程模拟水稻胚乳细胞增殖动态, 所得方程决定系数 $R^2$ 均在0.93以上(表1), 说明该方程适合模拟细胞增殖动态。表1表明: 自然状态下, 生长终值量 $A$ 依次是上部强势粒>上部弱势粒>下部强势粒>下部弱势粒;  $G_{max}$ 、 $G_{avg}$ 均是上部强势粒>下部强势粒>上部弱势粒>下部弱势粒;  $W_{max}$ 是上部粒位籽粒>下部粒位籽粒, 强势粒>弱势

表1 胚乳细胞增殖的相关参数

Table 1 The parameters of endosperm cell proliferation

粒位	细胞增殖的特征参数					
	$A/\text{细胞数}\cdot\text{粒}^{-1}$	$B$	$K$	$G_{\max}/\text{细胞数}\cdot\text{粒}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$	$W_{\max}/\text{细胞数}\cdot\text{粒}^{-1}$	$G_{\text{avg}}/\text{细胞数}\cdot\text{粒}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$
对照上部强势粒	242 242	13.18	0.42	25 415	121 121	16 943
对照上部弱势粒	182 315	7.37	0.32	14 796	91 157	9 864
对照下部强势粒	127 216	9.24	0.50	15 930	63 608	10 620
对照下部弱势粒	110 736	5.92	0.34	9 370	55 368	6 246
减库后下部强势粒	283 547	12.73	0.30	21 035	141 774	14 024
减库后下部弱势粒	142 454	7.12	0.40	14 150	71 227	9 434

粒位	细胞增殖的特征参数						
	$R^2$	$R_0$	$T_{\max}/\text{d}$	$D/\text{d}$	$T_1/\text{d}$	$T_2/\text{d}$	$T_3/\text{d}$
对照上部强势粒	0.95	0.42	6.15	14.30	3.01	6.28	7.81
对照上部弱势粒	0.98	0.32	6.15	18.48	2.10	8.11	10.10
对照下部强势粒	0.96	0.50	4.44	11.98	1.81	5.26	6.54
对照下部弱势粒	0.93	0.34	5.26	17.73	1.36	7.78	9.69
减库后下部强势粒	0.93	0.30	8.57	20.22	4.13	8.88	11.05
减库后下部弱势粒	0.95	0.40	4.94	15.10	1.62	6.63	8.25

$A$ 、 $B$ 、 $K$ 为Logistic方程参数, 其中 $A$ : 生长终值量;  $R_0$ : 细胞增殖起始生长势;  $G_{\max}$ : 最大生长速率;  $W_{\max}$ : 生长速率为最大时的生长量;  $G_{\text{avg}}$ : 平均生长速率;  $T_{\max}$ : 细胞增殖速率最大时的时间;  $D$ : 细胞有效增殖期;  $T_1$ : 细胞增殖前期;  $T_2$ : 细胞增殖中期(盛期);  $T_3$ : 细胞增殖后期。

粒;  $T_{\max}$ 是上部粒位籽粒>下部粒位籽粒, 强势粒稍小于弱势粒;  $R_0$ 均是强势粒>弱势粒, 下部强(弱)势粒>上部强(弱)势粒。有效增殖期 $D$ 为强势粒<弱势粒, 上部强(弱)势粒>下部强(弱)势粒。就相同穗位而言,  $T_1$ 是强势粒>弱势粒,  $T_2$ 、 $T_3$ 是强势粒<弱势粒。这说明不论枝梗位置如何, 同一枝梗上强势粒始终比弱势粒的细胞增殖速度快, 就相同粒位而言, 始终是上部枝梗籽粒的有效增殖期长, 上部枝梗籽粒细胞数目高于下部枝梗籽粒。强势粒籽粒在细胞分裂上有明显优势, 但下部枝梗籽粒有较大的分裂潜力, 尤其是下部弱势粒。

减库处理后, 下部枝梗强势粒的生长终值量 $A$ 、有效增殖期 $D$ 、细胞增殖前期 $T_1$ 、盛期 $T_2$ 与后期 $T_3$ 、 $T_{\max}$ 等参数较对照上部枝梗强势粒增大, 增殖速率 $G_{\max}$ 、 $G_{\text{avg}}$ 介于上部枝梗强势粒和下部枝梗强势粒之间。起始势 $R_0$ 减小到低于下部枝梗强势粒。下部枝梗弱势粒的生长终值量虽也有所提高, 但未达到自然状态下上部弱势粒水平,  $R_0$ 增大, 达到最大增殖速率的时间和有效增殖期 $D$ 缩短, 细胞增殖盛期 $T_2$ 与后期 $T_3$ 均缩短, 增殖速率 $G_{\max}$ 、 $G_{\text{avg}}$ 和 $W_{\max}$ 增大、 $T_{\max}$ 提前。上述参数变化说明, 减库处理可以提高下部粒位强势粒细胞数目, 使弱势粒籽粒分裂潜力稍有增大, 同时可以提高下部弱

势粒的细胞增殖速率, 但不能从本质上对下部枝梗弱势粒胚乳细胞数目产生大的改变。

## 2 不同粒位、不同源供应水平下糖含量的变化

由图1~4可见, 不论源库关系如何, 总体上, 胚乳细胞增殖期可溶性糖含量的变化趋势是一致的, 即: 糖含量从籽粒受精起开始上升, 在籽粒受精后第5天, 也就是胚乳细胞旺盛分裂期含量很高, 出现一个峰值, 然后于物质充实期开始下降。并且, 起始含量均是上部强势粒最高, 在灌浆前期, 糖的浓度均是上部粒位籽粒高于下部籽粒, 强势粒高于弱势粒, 受精7 d后, 各糖含量均变为上部强势粒

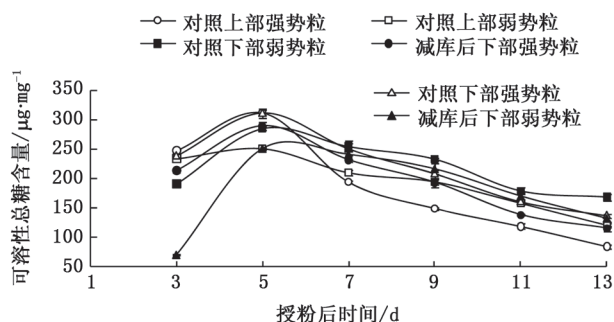


图1 胚乳中可溶性总糖含量的变化

Fig. 1 The changes of total soluble carbohydrates content in the endosperms

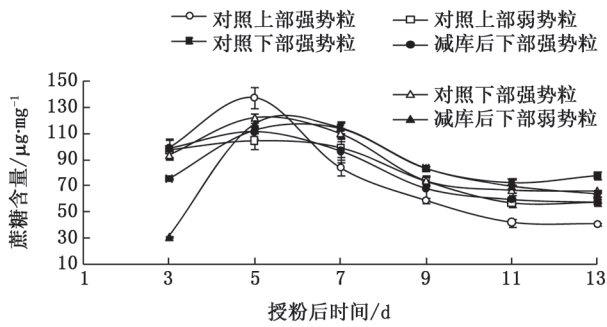


图2 胚乳中蔗糖含量的变化

Fig.2 The changes of sucrose content in the endosperms

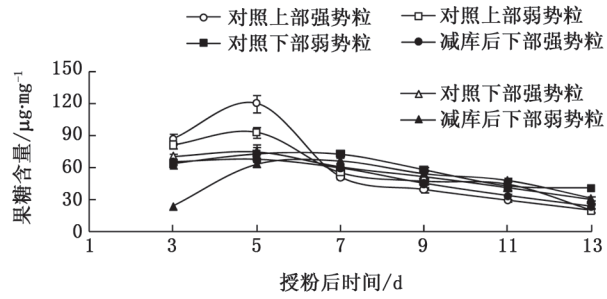


图3 胚乳中果糖含量的变化

Fig.3 The changes of fructose content in the endosperms

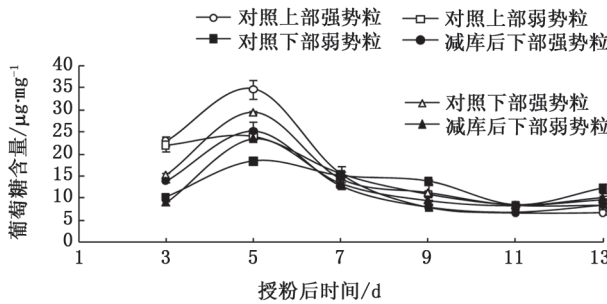


图4 胚乳中葡萄糖含量的变化

Fig.4 The changes of glucose content in the endosperms

最低, 下部弱势粒最高。减库处理后, 下部粒位糖含量始终低于自然状态下对应粒位的糖含量。受精7 d后, 经减库处理的下部弱势粒介于自然状态的上部强势粒与弱势粒之间。说明减库处理使糖在细胞增殖中后期更有利于细胞充实。

### 3 胚乳细胞增殖数目及特征参数与糖含量的相关性分析

不同时期的糖含量既对最终细胞数有影响, 也对细胞增殖产生即时效应。表2相关分析表明, 从最终效应来看, 总体上可溶性糖含量(蔗糖、果糖、葡萄糖、己糖)与胚乳细胞数目呈极显著负相关性, 与细胞增殖速率呈极显著正相关性。蔗糖/葡萄糖与胚乳细胞数呈显著正相关, 蔗糖/果糖与胚乳细胞数呈极显著正相关。糖含量影响最终细胞数目表现为, 籽粒受精7 d后, 可溶性总糖、蔗糖、葡萄糖、果糖与最终细胞数多数呈显著的负相关性(表3)。

从即时效应对细胞数的影响(表4)来看, 在籽粒受精5 d前(灌浆前期), 葡萄糖含量与胚乳细胞数目呈显著或极显著正相关, 灌浆中期葡萄糖含量与胚乳细胞数目相关性不大。籽粒受精5 d时, 己糖含量与胚乳细胞数目呈显著正相关。在籽粒受精7 d时, 蔗糖、己糖与细胞数呈显著负相关, 籽粒受精7 d以后, 即水稻灌浆期开始, 各粒位籽粒细胞数目与各种糖含量(除9 d时的葡萄糖外)呈现显著或极显著负相关。蔗糖/葡萄糖在受精后5 d时与细胞数目呈显著负相关, 而后随细胞的发育, 其比值与胚乳细胞数相关性不大。

即时效应也对胚乳细胞增殖速率产生影响, 由表5可以看出, 在籽粒受精3 d时, 各糖含量与胚乳细胞增殖相关性不显著, 受精5 d时, 蔗糖、葡萄

表2 水稻胚乳细胞数和增殖速率与可溶性糖含量及其比值的相关性

Table 2 The relationship of the number of cells and the rate of cell proliferation with the content and ratio of soluble sugars in the endosperm cell of rice

细胞增殖情况	可溶性糖含量及其比值							
	可溶性总糖	蔗糖	果糖	葡萄糖	己糖	蔗糖/己糖	蔗糖/果糖	蔗糖/葡萄糖
细胞数	-0.5900**	-0.5800**	-0.6200**	-0.5100**	-0.6100**	0.0200	0.3300**	0.3300*
细胞增殖速率	0.3900*	0.4200**	0.4400**	0.4600**	0.4600**	-0.1800	-0.3200	-0.3000

\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ 。

表3 最终胚乳细胞数目与受精后不同时间可溶性糖含量及其比值的相关性

Table 3 The relationship of the number of endosperm cells in the final time and after fertilization the content and ratio of soluble sugars in the different times

受精后不同时间/d	可溶性糖含量及其比值							
	可溶性总糖	蔗糖	果糖	葡萄糖	己糖	蔗糖/己糖	蔗糖/果糖	蔗糖/葡萄糖
7	-0.6500	0.4900	0.2600	-0.2400	-0.7400	-0.4700	-0.2700	-0.4800
9	-0.7400	-0.7900*	-0.8600*	-0.8400*	-0.8800**	0.5500	0.4500	0.5000
11	-0.8600*	-0.7300	-0.7700*	-0.9100**	-0.7900*	0.0200	0.0800	-0.3000
13	-0.7900*	-0.7600*	-0.7700*	-0.7800*	-0.7700*	0.5500	0.3900	-0.0300

\* $P<0.05$ ; \*\* $P<0.01$ 。

表4 受精后不同时间胚乳细胞数与可溶性糖含量及其比值的相关性

Table 4 The relationship of the number of endosperm cells and the content and ratio of soluble sugars in the different times after fertilization

受精后不同时 间的细胞数	可溶性糖含量及其比值							
	可溶性总糖	蔗糖	果糖	葡萄糖	己糖	蔗糖/己糖	蔗糖/果糖	蔗糖/葡萄糖
3 d	0.7000	0.3700	0.4400	0.8400*	0.5400	-0.3800	-0.2000	-0.6500
5 d	0.4000	0.7200	0.7500	0.9200**	0.8200*	-0.6000	-0.4700	-0.8100*
7 d	-0.7400	-0.7800*	0.1300	-0.2300	-0.8700*	0.2100	0.0700	-0.4300
9 d	-0.9800**	0.9100**	-0.9100**	-0.7000	-0.8700*	-0.1200	0.1800	0.1400
11 d	-0.9200**	-0.8100*	-0.7800*	-0.9300**	-0.8700*	0.6000	-0.0400	-0.4200
13 d	-0.9200**	-0.8200*	-0.8400*	-0.9000**	-0.8600*	-0.1800	0.3100	-0.2000

\* $P<0.05$ ; \*\* $P<0.01$ 。

表5 受精后不同时间胚乳细胞增殖速率与可溶性糖含量及其比值的相关性

Table 5 The relationship of the rate of endosperm cell proliferation with the content and ratio of soluble sugars in the different times after fertilization

受精后不同时间 的细胞增殖速率	可溶性糖含量及其比值							
	可溶性总糖	蔗糖	果糖	葡萄糖	己糖	蔗糖/己糖	蔗糖/果糖	蔗糖/葡萄糖
3 d	0.3000	0.2500	0.3200	0.6100	-0.3700	-0.3300	-0.5300	-0.1800
5 d	0.4900	0.7800*	0.7500	0.9500**	0.3000	-0.4000	-0.8000*	-0.4600
7 d	-0.8400*	-0.9500**	-0.8100*	0.0400	-0.1700	-0.3600	-0.7100	-0.2500
9 d	-0.7400	-0.7800*	-0.8400*	-0.7900*	-0.5700	0.0900	0.4600	0.4600
11 d	-0.6700	-0.5200	-0.6600	-0.8000*	0.4100	0.3600	-0.0600	0.2500
13 d	-0.4300	-0.4000	-0.5000	-0.4400	0.7400	-0.1800	0.2700	0.4600

\* $P<0.05$ ; \*\* $P<0.01$ 。

糖含量与细胞增殖速率分别呈现显著正相关和极显著正相关。籽粒受精7 d时,可溶性总糖、蔗糖、果糖均与细胞增殖速率呈显著负相关,籽粒受精9 d,各糖含量均与细胞增殖速率呈显著的负相关性,籽粒受精9 d后,各糖含量与细胞增殖速率相关性不大,这可能是糖主要参与淀粉合成与积累,而对细胞增殖影响不大。从比值上看,只有在籽粒受精5 d时,蔗糖/果糖与细胞增殖速率呈显著负相关。

## 讨 论

### 1 源库竞争对不同穗位、粒位胚乳细胞增殖的影响

张海艳(2009)指出,胚乳细胞数为细胞增殖速率与增殖时间的乘积,玉米胚乳细胞数目增加主要取决于细胞的增殖速率,刘月娥等(2008)研究也证实了此结论。本试验结果显示,减库处理的下部弱势粒的细胞增殖速率增大,虽然弱势粒有效增殖期稍有所缩短,但胚乳细胞终值数有所提

高。这验证了张海艳(2009)的胚乳细胞数目主要取决于细胞的增殖速率的观点。而从细胞数目考虑,减库处理后,下部枝梗强势粒可以达到对照上部强势粒水平,处理效应是显著的。表明改变水稻的营养物质供应水平可以从本质上提高下部强势粒胚乳细胞数。下部弱势粒胚乳细胞数目虽有提高,但弱势粒胚乳细胞数目少这一现象并没有得到彻底解决,说明弱势粒胚乳细胞增殖机制可能有更复杂的机制,有待进一步研究。

## 2 糖含量变化对细胞增殖的影响

张祖建等(1998a)发现,籽粒生长发育过程蔗糖含量和可溶性糖含量均在花后处于高水平,随着胚乳细胞的生长,降至较低水平,据此认为,在授粉5 d前二者呈正相关。Yang等(2006)研究认为,在灌浆初期弱势粒蔗糖浓度高。王蔚华等(2003)研究证实,高蔗糖环境能促进胚乳细胞增殖。本研究表明,不论源供应水平如何,各种糖含量在籽粒受精5 d前是逐渐升高的,强势粒糖含量高于弱势粒,并且在第5天左右达到最高,5 d后糖含量逐渐下降,糖含量强势粒低于弱势粒。而耐人寻味的是,当减除上部枝梗籽粒时,下位枝梗籽粒的糖含量不升反降。说明决定下位枝梗籽粒糖含量的因素除源供应水平、粒间竞争外,可能还有更重要的原因。是否与蔗糖转运途径的调节有关,有待进一步研究。

关于糖含量与细胞增殖速率的关系,虽然本研究(表2)证明,总体上糖含量变化是影响细胞增殖的主要原因之一,但糖含量与胚乳细胞数目增殖的关系在时效性的表现上存在差异。表4、5表明,在细胞增殖前期葡萄糖、己糖含量高会有利于细胞增殖,籽粒受精7 d(籽粒灌浆期)开始,糖含量却与细胞增殖呈显著负相关。由表1可见,胚乳细胞发育在7 d之前,大约形成总数的一半,而此时糖基本用于细胞形成,因此糖含量的高低与胚乳细胞增殖速率表现出显著的正相关性。至于出现胚乳发育中后期糖含量与胚乳细胞数目呈负相关现象,究其原因,可能在于,一方面胚乳细胞数目的基数已经较大,不需要较高的速率也能有较大幅度的增加,同时此期胚乳进入淀粉积累期,是否高浓度的可溶性糖大部分向淀粉转化? Zhang等(2007)研究表明,在胚乳细胞增殖高峰出现之前,

主要是胚乳细胞分裂;而在高峰之后,一方面是胚乳细胞继续迅速分裂,另一方面则是胚乳细胞开始积累淀粉,即一边增殖、一边充实,两者存在营养竞争。本研究中,虽然减库处理使下位籽粒的蔗糖、果糖和葡萄糖含量较自然状态有所降低,但其胚乳细胞数目却有较大提高,说明控制胚乳细胞增殖的因素可能还有更深层的原因,尚有待进一步研究。

综上所述,在胚乳细胞增殖前期(受精5 d前),高糖含量有利于提高细胞增殖速率和细胞数目,5 d后低己糖含量有利于提高胚乳细胞数目。粒位间胚乳细胞增殖的调节,除对养分的竞争外,还存在其他因素。

## 参考文献

- 丁君辉,王若仲,萧浪涛,严钦泉,匡逢春(2003). 水稻籽粒灌浆特性与籽粒充实度的关系. 湖南农业科学, (4): 24-27
- 郭文善,施劲松,周振兴,彭永欣(1995). 小麦胚乳细胞简易计数方法. 江苏农学院报, 17: 66-72
- 郭文善,周振兴,彭永欣,封超年,朱新开,王蔚华,方明奎(1997). 小麦籽粒胚乳细胞增殖及其与粒重的关系. 江苏农学院学报, 18 (3): 15-20
- 哈森其木格,贺锋嘎(2002). 间苯二酚分光光度法测定芥菜多糖中的果糖含量. 光谱学与光谱分析, 22 (3): 446-448
- 梁康廷,林文雄,李亚娟,杨德印,朱燕,梁义元,郭玉春,何华勤(2003). 水稻籽粒发育过程中可溶性糖含量的遗传及其与品质的关系. 分子植物育种, 1 (2): 207-215
- 刘月娥,刘鹏,王空军,董树亭,张吉旺,秦大鹏,侯鹏(2008). 授高油玉米花粉对普通玉米籽粒胚乳细胞增殖及灌浆特性的影响. 玉米科学, 16 (4): 105-110
- 王蔚华,郭文善,方明奎,封超年,朱新开,彭永欣(2003). 小麦籽粒胚乳细胞增殖及物质充实动态. 作物学报, 29 (5): 779-784
- 杨建昌(2010). 水稻弱势粒灌浆机理与调控途径. 作物学报, 36 (12): 2011-2019
- 杨建昌,刘立军,王志琴,郎有忠,朱庆森(1999). 稻穗颖花开花时间对胚乳发育的影响及其生理机制. 中国农业科学, 32 (3): 44-51
- 张海艳(2009). 玉米籽粒胚乳细胞增殖及其与淀粉充实的关系. 植物生理学通讯, 45 (2): 149-152
- 张志良,瞿伟菁(2003). 植物生理学实验指导(第三版). 北京: 高等教育出版社, 127-132
- 张祖建,王志琴,徐生,郎有忠,曹显祖,朱庆森(1998a). 水稻胚乳细胞增殖和充实与子房生理活性变化关系的研究. 作物学报, 24 (6): 670-676
- 张祖建,王志琴,朱庆森(1998b). 水稻胚乳细胞增殖动态分析及其与籽粒生长的关系. 作物学报, 24 (3): 257-264
- 张祖建,朱庆森,王志琴(1996). 水稻胚乳计数方法的研究. 江苏农学院学报, 17 (2): 7-11
- 张祖建,朱庆森,王志琴,杨建昌(1998c). 水稻品种源库特性与胚乳细胞增殖和充实的关系. 作物学报, 24 (1): 21-27

- Borisjuk L, Walenta S, Weber H, Mueller-Klieser W, Wobus U (1998). High resolution histographical mapping of glucose concentrations in developing cotyledons of *Vicia faba* in relation to mitotic activity and storage processes: glucose as a possible developmental trigger. *Plant J*, 15 (4): 583~591
- Hirose T, Takano M, Terao T (2002). Cell wall invertase in developing rice caryopsis: molecular cloning of *OsCINI* and analysis of its expression in relation to its role in grain filling. *Plant Cell Physiol*, 43: 452~459
- Keeling PL, Bacon PJ, Holt DC (1993). Elevated temperature reduces starch deposition in wheat endosperm by reducing the activity of soluble starch synthase. *Planta*, 191: 342~348
- Koch KE, Nolte KD, Duke ER, McCarty DR, Avigne WT (1992). Sugar levels modulate differential expression of maize sucrose synthase genes. *Plant Cell*, 4: 59~69
- Koch KE (1996). Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 47: 509~540
- Krishnan S, Dayanandan P (2003). Structure and histochemical studies on grain filling in the caryopsis of rice (*Oryza sativa* L.). *Bioscience*, 28: 455~469
- Lara MEB, Garcia MCG, Fatima T, Ehne R, Lee TK, Proels R, Tanner W, Roitsch T (2004). Extracellular invertase is an essential component of cytokinin-mediated delay of senescence. *Plant Cell*, 16: 1276~1287
- León P, Sheen J (2003). Sugar and hormone connections. *Trends Plant Sci*, 8: 110~116
- Liang J, Zhang J, Cao X (2001). Grain sink strength may be related to the poor grain filling of *indica-japonica* rice (*Oryza sativa*) hybrids. *Physiol Plant*, 112 (4): 470~477
- Rolland F, Moore B, Sheen J (2002). Sugar sensing and signaling in plants. *Plant Cell*, S185~S205
- Ruan YL, Llewellyn DJ, Furbank RT (2000). Pathway and control of sucrose import into initiating cotton fiber cells. *Plant Physiol*, 27: 795~800
- Ruan YL, Llewellyn DJ, Furbank RT (2001). The control of single-celled cotton fiber elongation by developmentally reversible gating of plasmodesmata and coordinated expression of sucrose and  $K^+$  transporters and expansin. *Plant Cell*, 13: 47~63
- Ruan YL, Llewellyn DJ, Furbank RT (2003). Suppression of sucrose synthase gene expression represses cotton fiber cell initiation, elongation, and seed development. *Plant Cell*, 15: 952~964
- Takeda T, Toyofuku K, Matsukura C, Yamaguchi J (2001). Sugar transporters involved in flowering and grain development of rice. *Plant Physiol*, 158: 465~470
- Vilhar B, Klandnik A, Blejec A, Chourey PS, Dermastia M (2002). Cytometrical evidence that the loss of seed weight in the *miniature1* seed mutant of maize is associated with reduced mitotic activity in the developing endosperm. *Plant Physiol*, 129: 23~30
- Weber H, Borisjuk L, Hein U, Buchner P, Wobus U (1995). Seed coat-associated invertases of fava bean control both unloading and storage functions: cloning of cDNAs and cell type-specific expression. *Plant Cell*, 7: 1835~1846
- Weber H, Borisjuk L, Wobus U (1996). Controlling seed development and seed size in *Vicia faba*: a role for seed coat-associated invertases and carbohydrate state. *Plant J*, 10: 823~834
- Xu J, Avigne WT, McCarty DR, Koch KE (1996). A similar dichotomy of sugar modulation and developmental expression affects both paths of sucrose metabolism: evidence from a maize invertase gene family. *Plant Cell*, 8: 1209~1220
- Yang J, Zhang J (2006). Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytol*, 169: 223~236
- Yang JC, Zhang JH (2010). Grain-filling problem in 'super' rice. *J Exp Bot*, 61 (1): 1~5
- Yang JC, Zhang JH, Wang ZQ, Liu K, Wang P (2006). Post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice in relation to abscisic acid and ethylene. *J Exp Bot*, 57 (1): 149~160
- Zhang ZC, Xue YG, Wang ZQ, Yang JC, Zhang JH (2009). The relationship of grain filling with abscisic acid and ethylene under non-flooded mulching cultivation. *Agr Sci*, 147: 423~436
- Zhang HY, Dong ST, Gao RQ, Li YQ (2007). Comparison of starch synthesis and related enzyme activities in developing grains among different types of maize. *Plant Physiol Mol Biol*, 33 (1): 25~32