

野生稻高产 QTL 高效表达的光合生理基础

杨益善^{1,2} 邓启云^{1,2,*} 陈立云³ 邓化冰³ 庄文² 熊跃东²

¹中南大学生物科学与技术学院, 长沙 410013; ²国家杂交水稻工程技术研究中心, 长沙 410125; ³湖南农业大学农学院, 长沙 410128

摘要 以携带野生稻高产 QTL 的晚稻新恢复系远恢 611 所配部分强优势组合为材料, 对其部分光合生理指标进行测定的结果表明, 远恢 611 系列组合杂种优势强, 穗大粒多, 库容量大, 具有超高产潜力; 后期上面 3 片功能叶宽大、直立、叶面积大, 与茎秆夹角小, 不披垂; 比叶重大而稳定, 不早衰; 剑叶净光合速率高。库很大且源较足是远恢 611 系列组合高产的主要生理原因, 也可能是野生稻高产 QTL 高效表达的重要生理基础。

关键词 水稻; 野生稻高产 QTL; 高效表达; 源库关系; 超高产育种

Photosynthetic Physiology Basis for Efficient Expression of Yield-enhancing QTL from *Oryza rufipogon* Griff.

YANG Yi-Shan^{1,2}, DENG Qi-Yun^{1,2,*}, CHEN Li-Yun³, DENG Hua-Bing³, ZHUANG Wen², XIONG Yue-Dong²

¹School of Biological Science and Technology, Central South University, Changsha 410013, China; ²China National Hybrid Rice Research and Development Center, Changsha 410125, China; ³College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

Abstract Some photosynthetic characteristics of the hybrids derived from Yuanhui 611, a new late-season indica hybrid rice restorer line which contains two yield-enhancing quantitative trait loci (QTL) alleles *yld1.1* and *yld2.1* from *Oryza rufipogon* Griff., were surveyed with Weiyou 64, an elite hybrid rice combination derived from Ce 64-7, the acceptor of yield-enhancing QTL and the original parent of Yuanhui 611, as check. The hybrids of Yuanhui 611 showed strong heterosis, such as big panicle with many spikelets, large sink size and super high-yielding potential, and their grain yields were significantly higher than that of the check. They had better functional leaves at late growth stage with leaf areas larger, leaf angles smaller, leaf thicknesses bigger and net photosynthetic rates of flag leaves higher than those of the check. Very large sink size and strong source were both the main physiological reasons for high grain yields of the hybrids of Yuanhui 611 and may be the major physiological basis for efficient expression of yield-enhancing QTL from *O. rufipogon* Griff.

Key words rice (*Oryza sativa* L.); yield-enhancing QTL from *Oryza rufipogon* Griff.; efficient expression; source-sink relation; super high-yielding breeding

高产是水稻育种的主要目标之一。杂交水稻的大面积推广应用已使水稻产量达到较高的水平, 在此基础上, 进一步提高产量潜力的关键在于育种技术的创新以及新种质资源的寻找和利用。野生稻具有丰富的遗传多样性以及抗病虫、耐逆境等多种优良特性, 是水稻品种改良的重要种质资源(伏军 2000)。20 世纪 80 年代迅速发展起来的分子标记技术使远缘优异种质资源的研究变得更为便利。1995 年, 中国国家杂交水稻工程技术研究中心与美国康奈尔大学合作, 用分子标记在马来西亚普通野生稻中鉴定出两个主效高产基因位点(quantitative trait loci, QTL), 随后将高产 QTL 导

入优良晚稻恢复系测 64-7 中, 用分子标记辅助选择技术与常规育种技术相结合, 育成携带野生稻高产 QTL 的新恢复系远恢 611 (Xiao 等 1996, 1998; 邓启云等 2004; 杨益善等 2005)。经广泛测交鉴定, 远恢 611 所配组合表现出强大的产量优势, 其中部分组合显示了超高产潜力, 说明野生稻高产 QTL 在恢复系远恢 611 及其系列组合中得到充分表达, 具有显著的增产效果(杨益善等

收稿 2005-11-09 修定 2006-04-06

资助 国家自然科学基金(30270819) 和国家“863”计划(2004AA211142)。

*通讯作者(E-mail: dqy@hrrc.com, Tel: 0731-2872957)。

2006)。

本文以恢复系远恢611与金23A、V20A、丰源A等不育系配制的杂交组合为材料,以原受体亲本测64-7与V20A配制的优良杂交晚稻组合威优64为对照,对功能叶形态、剑叶净光合速率、比叶重等形态、生理指标进行比较分析,以期对野生稻高产QTL的充分表达提供生理依据。

材料与方 法

材料有水稻(*Oryza sativa* L.)杂交组合金优611(金23A/远恢611)、威优611(V20A/远恢611)、金优1642(金23A/Q1642, Q1642为远恢611的一个矮秆株系)、丰优611(丰源A/远恢611)和威优64(V20A/测64-7,对照)。

试验于2004年在国家杂交水稻工程技术研究中心(长沙)试验田进行,各供试杂交水稻组合均作单季晚稻栽培。统一于6月1日播种,6月21日移栽,秧龄20 d。采用随机区组试验设计,3次重复,每小区栽15行,每行20株。行距23.3 cm,株距16.7 cm,单本插。试验田土壤肥力水平高,全田共施复合肥(N、P、K含量均为16%)约700 kg·hm⁻²和适量腐熟厩肥作底肥,移栽后6 d追施尿素37.5 kg·hm⁻²作分蘖肥。全生育期浅水、湿润交替灌溉,病虫害防治按常规方法进行。

于齐穗期每小区连续取5株有代表性的植株,在田间自然状态下用自制测定板测定主茎上三叶(剑叶、倒二叶和倒三叶)的基角(叶片主脉基部直立部分与茎秆的夹角)和开张角(叶尖至叶枕的连线与茎秆的夹角)。测定板的制作及叶片基

角、开张角的测定按徐正进和董克(1991)的方法进行;披垂角=开张角-基角。然后将样品带回实验室,用直尺测量主茎上三叶的长和宽,单叶叶面积(S)按方程 $S=L \times D \times 0.8138e^{(-1.2879D/L)}$ 计算,其中L、D分别代表叶长和叶宽(邓启云和吴愈山1991)。

于齐穗期在每小区中间取连续9株,采用美国CID公司生产的CI-301PS便携式光合作用测定仪测定主茎剑叶中部(正面朝上)的净光合速率。测定时间为10:00~15:00左右。

从齐穗期开始,每隔1周每小区选连续5株有代表性的植株,用美国CID公司生产的CI-203激光叶面积仪测定主茎上三叶的面积,然后按剑叶、倒二叶和倒三叶归类,并分别用牛皮纸袋装好,烘箱105℃杀青30 min后置于80℃烘至恒重(24 h),置于干燥器内冷却至室温后用1/1000电子天平称重,计算比叶重。

数据采用SAS 6.12统计软件进行分析处理。

实验结果

1 不同杂交水稻组合的主要性状表现

从表1可以看出,远恢611系列组合的产量均显著高于作为对照的威优64,高出的比例达到40.3%~71.2%;其中金优611和金优1642产量最高,丰优611和威优611次之。远恢611系列组合的总颖花量也均显著多于对照,其差异与产量表现一致,说明远恢611系列组合的库容量及产量潜力具有显著优势。从产量构成因素看,远恢611系列组合的每穗粒数极显著增多,而有效穗数和千粒重均极显著减少,可见,远恢611系列

表1 杂交水稻组合的主要农艺性状

Table 1 Main agronomic characteristics of hybrid rice combinations tested

组合名称	播种至 齐穗时 间/d	株高/ cm	穗长/ cm	有效穗数/ 10 ⁴ ·hm ⁻²	每穗 总粒数	每穗 实粒数	结实率/ %	千粒重/ g	单位面积 总颖花量/ 10 ⁸ ·hm ⁻²	产量/ t·hm ⁻²	较对 照高/ %
威优64(对照)	72.0 ^C	115.6 ^B	24.1 ^C	313.7 ^A	130.6 ^C	81.3 ^B	62.2 ^b	29.3 ^A	4.10 ^c	7.47 ^b	
丰优611	81.0 ^A	127.3 ^A	26.2 ^B	235.3 ^{BC}	266.5 ^B	183.2 ^A	68.8 ^{ab}	25.2 ^{BC}	6.27 ^b	10.87 ^a	45.5
金优1642	76.7 ^B	125.9 ^A	29.2 ^A	240.0 ^{BC}	313.2 ^A	209.0 ^A	66.8 ^{ab}	24.1 ^C	7.51 ^a	12.08 ^a	61.7
金优611	76.7 ^B	129.9 ^A	28.7 ^A	255.4 ^B	305.4 ^A	211.0 ^A	69.1 ^{ab}	23.8 ^C	7.80 ^a	12.79 ^a	71.2
威优611	76.7 ^B	126.8 ^A	26.6 ^B	216.4 ^C	249.8 ^B	177.2 ^A	70.6 ^a	27.8 ^B	5.43 ^b	10.48 ^a	40.3

同一列数字后有相同字母者表示差异不显著,大写和小写字母分别表示1%和5%显著水平。表2同此。

组合主要靠大穗多粒并形成大库而增产。正常天气和栽培条件下, 远恢611系列组合的结实率一般在75%以上, 本实验中结实率则普遍偏低, 主要是由于抽穗灌浆期阴雨天气较多, 并受到一次暴风雨的影响, 各小区不同程度倒伏所致。此外, 远恢611系列组合还表现植株高大, 生育期较长。

2 功能叶的形态变化

各杂交水稻组合取齐穗期主茎上部3片功能叶的形态测定结果(表2)表明, 远恢611系列组合的剑叶的宽度均极显著大于威优64, 叶长与威优64差异不显著, 叶面积以金优1642和金优611较大, 均极显著大于其它组合; 开张角和披垂角均显著或极显著小于威优64。各组合之间倒二叶和倒三叶的差异更明显, 除丰优611倒二叶的叶长外, 远恢611系列组合倒二叶和倒三叶的叶长、叶宽、叶面积均显著或极显著大于威优64, 而开张角和基角均极显著小于威优64, 披垂角也不同程度的小于威优64。对各组合上部3片功能叶的平均值进行比较, 远恢611系列组合的叶面积和叶宽均极显著大于威优64, 叶长也不同程度的长于威

优64, 而开张角、基角和披垂角均极显著小于威优64。

总之, 远恢611系列组合普遍表现功能叶宽而长, 叶面积大, 茎叶夹角小, 不披垂, 尤其是剑叶, 各组合披垂角变幅仅为 $1.87^{\circ}\sim 3.73^{\circ}$, 基本上是直立的。功能叶的叶面积大小及其空间分布是光合作用的外部形态基础, 在一定范围内, 叶面积较大, 叶片直立而不披, 对提高群体光能利用率有利, 可为植株提供更多的能量和原料, 因而光合产量高。

3 比叶重的动态变化

比叶重是衡量叶片质量的重要指标, 是影响叶片光合作用的重要因素(朱根海和张荣铨1985)。在一定范围内, 提高叶片的比叶重, 有利于改善叶片的光合性能(李青苗和杨文钰2004)。供试组合齐穗期上部3片功能叶的比叶重动态测定结果见图1。各组合之间剑叶的比叶重在各个时期有一定差异, 但不显著, 金优1642、金优611和丰优611的比叶重相对较大。与对照威优64相比, 远恢611系列组合倒二叶和倒三叶的比叶重在各个时期均具有明显优势, 特别是在生育后期, 差异

表2 杂交水稻组合的功能叶形态性状比较

Table 2 Comparison of morphological characters of functional leaves of hybrid rice combinations tested

叶位	组合名称	叶长/cm	叶宽/cm	叶面积/cm ²	开张角/°	基角/°	披垂角/°
剑叶	威优64(对照)	38.22 ^{ab}	2.03 ^{cd}	59.15 ^B	30.70 ^{aA}	11.47 ^{bB}	19.23 ^A
	丰优611	36.13 ^b	2.32 ^{cC}	63.15 ^B	16.13 ^{bB}	13.47 ^{bAB}	2.67 ^B
	金优1642	40.37 ^a	2.76 ^{aA}	83.53 ^A	13.53 ^{bB}	11.67 ^{bB}	1.87 ^B
	金优611	41.29 ^a	2.57 ^{bAB}	80.24 ^A	14.33 ^{bB}	11.93 ^{bB}	2.40 ^B
	威优611	35.91 ^b	2.41 ^{cBC}	64.66 ^B	19.87 ^{bAB}	16.13 ^{aA}	3.73 ^B
倒二叶	威优64(对照)	50.61 ^{cB}	1.50 ^{cB}	59.46 ^{cB}	47.00 ^A	22.73 ^A	24.27 ^A
	丰优611	51.85 ^{bcB}	1.95 ^{ba}	78.64 ^{baB}	23.27 ^B	17.33 ^B	5.93 ^B
	金优1642	59.25 ^{aAB}	2.18 ^{aA}	100.26 ^{aA}	27.53 ^B	15.80 ^B	11.73 ^B
	金优611	61.01 ^{aA}	2.03 ^{abA}	96.76 ^{aA}	24.17 ^B	16.33 ^B	7.83 ^B
	威优611	56.65 ^{abAB}	1.97 ^{ba}	86.79 ^{abA}	23.67 ^B	16.53 ^B	7.13 ^B
倒三叶	威优64(对照)	48.92 ^{cB}	1.31 ^{bb}	50.35 ^B	55.67 ^A	32.87 ^A	22.80 ^a
	丰优611	55.53 ^{baB}	1.74 ^{aA}	75.53 ^A	25.20 ^B	19.60 ^B	5.60 ^b
	金优1642	60.11 ^{abA}	1.78 ^{aA}	84.16 ^A	34.27 ^B	19.53 ^B	14.73 ^{ab}
	金优611	61.10 ^{aA}	1.58 ^{aAB}	76.25 ^A	34.57 ^B	19.67 ^B	14.90 ^{ab}
	威优611	57.11 ^{abA}	1.69 ^{aA}	76.05 ^A	29.00 ^B	18.80 ^B	10.20 ^b
平均	威优64(对照)	45.92 ^C	1.61 ^C	56.32 ^C	44.46 ^A	22.36 ^A	22.10 ^A
	丰优611	47.84 ^{BC}	2.00 ^B	72.44 ^B	21.53 ^B	16.80 ^B	4.73 ^B
	金优1642	53.25 ^A	2.24 ^A	89.32 ^A	25.11 ^B	15.67 ^B	9.44 ^B
	金优611	54.46 ^A	2.06 ^B	84.42 ^A	24.36 ^B	15.98 ^B	8.38 ^B
	威优611	49.89 ^B	2.02 ^B	75.83 ^B	24.18 ^B	17.16 ^B	7.02 ^B

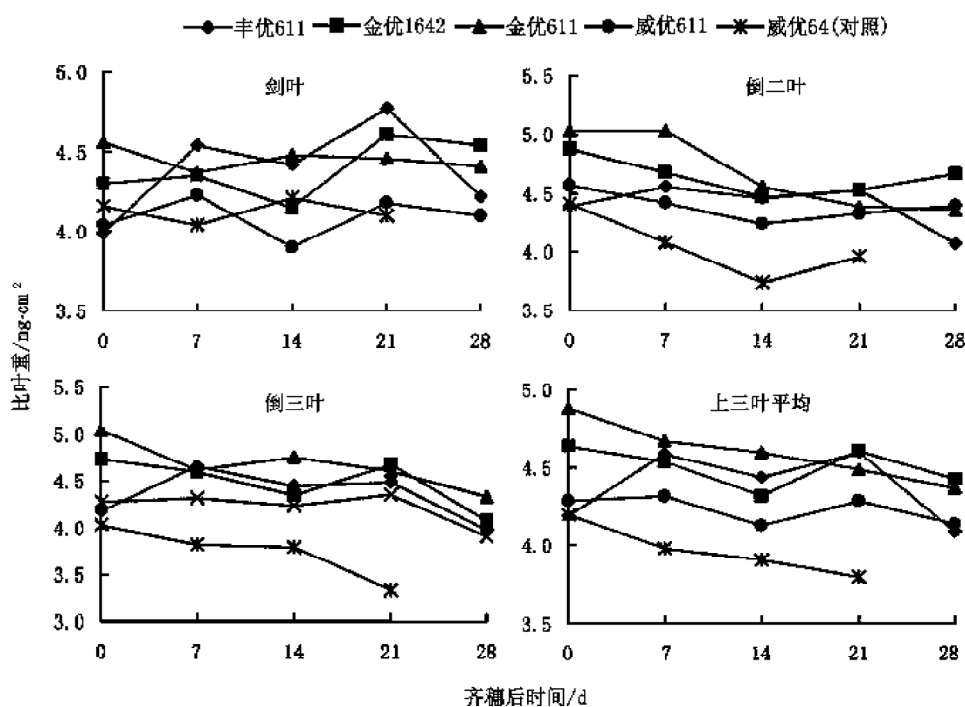


图1 杂交水稻组合的功能叶的比叶重动态

Fig. 1 Dynamic of leaf thickness of functional leaves of hybrid rice combinations tested

极显著。从各组合上三叶的平均值来看, 组合间的差异更加明显, 除齐穗期丰优611和威优611与对照差异不显著外, 远恢611系列组合在各个时期的比叶重均显著或极显著大于威优64。说明远恢611系列组合的功能叶质量优于威优64, 这是远恢611系列组合光合能力强的重要结构特点。

从齐穗后不同时期的测定结果可以看出, 远恢611系列组合3片功能叶的比叶重在不同时期之间差异不大, 威优64的倒二叶和倒三叶的比叶重却随着生育进程的后移而明显下降。这与远恢611系列组合生育后期功能叶外观表现为叶片硬直、叶色较深、没有早衰现象, 而威优64倒二叶和倒三叶的叶片质量较差、叶色逐渐变黄、出现一定程度早衰的结果一致。

4 光合速率变化

威优64齐穗期天气晴朗, 田间测定光合速率时光照充足, 气温适宜; 而远恢611系列组合齐穗期正处于连续阴天多云天气, 田间测定光合速率时气温高, 蒸腾速率高, 气孔导度较小, 光照较弱, 且变化较大, 光合作用条件差于威优64。尽管如此, 远恢611系列组合的净光合速率

仍不同程度高于威优64 (表3), 说明其光合生产能力强于威优64。净光合速率是叶片内在质量和光合功能的综合体现, 远恢611系列组合叶片净光合速率高, 光合生产能力强, 是获得高产的物质基础。

讨 论

培育大穗型品种是水稻超高产育种的主要途径之一(周开达等1995; Khush 1996; 袁隆平1997), 但是大穗型品种往往有库大源不足的缺点, 因此增源是保证超高产育种成功的关键。水稻产量主要来源于抽穗后功能叶的光合作用, 功能叶的光合生理功能强、光合生产量高是水稻高产的物质基础。另外, 水稻功能叶的形态及其空间分布是影响群体总光合作用的因素。国际水稻所提出的新株型育种(Khush 1996)以及我国育种家提出的理想株型育种(杨守仁等1984; 袁隆平1997; 程式华和翟虎渠2000), 其实质就是改良株叶形态, 改善叶片的空间分布, 提高群体光合效率, 增加光合生产量, 协调源库结构, 从而提高产量。

表3 远恢611系列组合的剑叶光合速率

Table 3 Photosynthetic rates of flag leaves of hybrid rice combinations derived from Yuanhui 611

组合名称	叶室空气温度/ ℃	叶表面温度/ ℃	光合有效辐射/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	进气 CO_2 浓度/ $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$	出气 CO_2 浓度/ $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$	蒸腾速率/ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	气孔导度/ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	细胞间隙 CO_2 浓度/ $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$	净光合速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	比对照高出/ %
威优 64 (对照)	31.88	29.82	2 156.57	335.24	302.04	4.13	519.21	230.16	27.21	
威优 611	33.41	34.59	845.79	364.87	327.60	5.11	248.48	147.14	30.39	11.67
金优 1642	34.46	34.40	1 526.07	356.48	321.55	6.08	329.71	192.16	28.35	4.19
金优 611	34.05	34.19	1 653.47	341.47	306.71	5.63	322.62	151.41	28.25	3.80
丰优 611	34.81	34.89	994.06	369.03	335.43	7.00	390.45	225.13	27.26	0.17

理想株型与杂种优势利用相结合, 实现株叶形态和内在生理机能的同步改良是广大育种家公认的水稻超高产育种的有效途径(杨守仁等1996; 袁隆平1997)。远恢611系列组合基因组中导入野生稻高产QTL, 杂种优势强, 属于典型的超大穗型品种, 穗大粒多, 库容量很大, 具有超高产潜力。其源器官功能叶宽大、叶面积大, 叶片与茎秆夹角小, 不披垂; 抽穗后的比叶重大而稳定, 后期下降缓慢, 不早衰; 剑叶净光合速率高。其叶片形态、质量和光合生产能力均强于威优64, 能提供较充足的源。库容量很大且源较足是远恢611系列组合高产的生理原因, 也是野生稻高产QTL 高效表达的生理基础。

在本文中, 各杂交水稻组合结实率偏低, 籽粒充实度较差, 这可能主要是由于后期植株倒伏后, 多层叶片重叠在一起, 上层叶片接受的光强过高, 利用效率偏低, 而中下层叶片接受的光强过低, 使群体总光合速率偏低, 光合产物减少。因此, 远恢611系列组合在生产应用中必须针对其源库特点, 采取相应的高产栽培措施, 适当增加有效穗数(达到225~240万穗 $\cdot\text{hm}^{-2}$), 在此基础上, 中期注意控水晒田, 后期湿润灌溉, 注重施用穗粒肥, 以增强根系活力, 防止植株倒伏, 协调源库结构, 提高结实率和籽粒充实度, 从而充分发挥其大穗优势, 获得高产。

参考文献

程式华, 翟虎渠(2000). 水稻亚种间超高产杂交组合若干株型因子的比较. 作物学报, 26 (6): 713~718

- 邓启云, 吴愈山(1991). 水稻叶面积精确换算法. 湖南农业科学, (4): 13
- 邓启云, 袁隆平, 梁凤山, 李继明, 李新奇, 王岳光, 王斌(2004). 野生稻高产基因及其分子标记辅助育种研究. 杂交水稻, 19 (1): 6~10
- 伏军(2000). 中国野生稻与稻的远缘杂交. 长沙: 湖南科技出版社, 1~47
- 李青苗, 杨文钰(2004). 烯效唑浸种对玉米苗期某些光合特性的影响. 植物生理学通讯, 40 (1): 31~33
- 徐正进, 董克(1991). 水稻叶片基角、开张角和披垂度的同时测定方法. 沈阳农业大学学报, 22 (2): 185~187
- 杨守仁, 张龙步, 陈温福, 徐正进, 王进民(1996). 水稻超高产育种的理论和方法. 中国水稻科学, 10 (2): 115~120
- 杨守仁, 张龙步, 王进民(1984). 水稻理想株型育种的理论和方法初论. 中国农业科学, (3): 6~13
- 杨益善, 邓启云, 陈立云, 邓化冰, 庄文, 熊跃东(2005). 野生稻高产QTL的分子标记辅助育种进展. 杂交水稻, 20 (5): 1~5
- 杨益善, 邓启云, 陈立云, 邓化冰, 庄文, 熊跃东(2006). 野生稻高产QTL导入晚稻恢复系的增产效果. 分子植物育种, 4 (1): 59~64
- 袁隆平(1997). 杂交水稻超高产育种. 杂交水稻, 12 (6): 1~6
- 周开达, 马玉清, 刘太清, 沈茂松(1995). 杂交水稻亚种间重穗型组合选育——杂交水稻超高产育种的理论与实践. 四川农业大学学报, 13 (4): 403~407
- 朱根海, 张荣铤(1985). 叶片含氮量与光合作用. 植物生理学通讯, (2): 9~12
- Khush GS (1996). Prospects of and approaches to increasing the genetic yield potential of rice. In: Evenson RE (ed). Rice Research in Asia: Progress and Priorities. Manila: CAB International and IRRI, 59~71
- Xiao JH, Grandillo S, Ahn SN, McCouch SR, Tanksley SD, Li JM, Yuan LP (1996). Genes from wild rice improve yield. Nature, 384: 223~224
- Xiao JH, Li JM, Grandillo S, Ahn SN, Yuan LP, Tanksley SD, McCouch SR (1998). Identification of trait-improving quantitative trait loci alleles from a wild rice relative, *Oryza rufipogon*. Genetics, 150: 899~909