

水稻穗颈维管束特征及其与茎鞘同化物转运和产量的关系

李国辉^{1,2}, 张国¹, 崔克辉^{1,*}

¹作物遗传改良国家重点实验室, 农业部长江中游作物生理生态与耕作重点实验室, 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉430070

²江苏省作物遗传生理重点实验室, 江苏省作物栽培生理重点实验室, 江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 农业部长江流域稻作技术创新中心, 扬州大学农学院, 江苏扬州225009

摘要: 本研究以来源于‘珍汕97’和‘明恢63’重组自交系群体的4个家系R46、R94、R118和R232为材料, 在低氮和高氮处理下分析了水稻穗颈大、小维管束形态解剖特征及其与茎鞘非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)转运和产量形成的关系。研究表明, 不同家系穗颈大、小维管束数量表现出基因型差异。增施氮肥分别增加了大、小维管束的数量、横截面积和韧皮部面积。大、小维管束的数量、总横截面积分别与茎鞘NSC转运、结实率、千粒重和产量显著正相关, 小维管束的相关系数高于大维管束; 小维管束韧皮部面积与茎鞘NSC转运显著正相关, 而大维管束无显著相关性; 小维管束与大小维管束的总数量比、总横截面积比、总韧皮部面积比、以及小维管束韧皮部面积与大小维管束总横截面积比分别与茎鞘NSC转运、结实率、千粒重和产量正相关, 而大维管束表现为负相关。这些结果表明小维管束对茎鞘NSC转运和产量形成的作用比大维管束大, 大、小维管束韧皮部在茎鞘NSC转运中的功能差异可能是主要原因。因此, 选择穗颈维管束多且小维管束多的水稻品种或采用适当栽培管理改良维管束特征, 尤其是增加小维管束数量和韧皮部面积有利于茎鞘NSC向籽粒转运和增加产量。

关键词: 水稻; 穗颈维管束; 解剖性状; 非结构性碳水化合物; 产量形成

水稻茎秆维管系统不仅为植株提供机械支撑(Zhang等2002), 更重要的是作为光合同化物由源向库(籽粒)运输的通道, 其运输能力是水稻产量的限制因素之一(Fukuyama和Takayama 1995)。水稻植株维管束连接叶片、叶鞘、茎秆、穗部枝梗和籽粒, 形成一个连续的网络系统(Scofield等2007), 抽穗后叶片光合产物和茎鞘临时贮藏的非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)以蔗糖的形式通过维管束进入籽粒。穗颈维管束根据其形态分为大维管束(large vascular bundle, LVB)和小维管束(small vascular bundle, SVB)。研究表明大、小维管束数量与茎鞘NSC转运率、结实率、收获指数以及产量密切相关(Fukuyama和Takayama 1995; 马均等2002; 王锋尖等2004; Terao等2010)。然而, 大、小维管束对茎鞘NSC转运和产量形成的贡献不同, SVB的作用比LVB大(Pan等2011), LVB数量与产量和结实率显著负相关(Cui等2003), 但在小麦中研究表明LVB和SVB的横截面积和韧皮部面积均与结实率显著正相关(申海兵等2007)。另外, 大、小维管束数量与水稻穗型也有密切关系, 直立穗型

品种有更多大、小维管束数量(Huang等2009)。因此, 穗颈维管束特征与水稻产量形成有紧密关系。

氮对维管束的发育有重要影响, 施氮量和不同时期的施氮比例影响穗颈维管束数量和横截面积(Lee等1994; Lee和Chae 2000)。因此, 氮供应水平可作为调控水稻穗颈维管束性状和促进籽粒产量形成的栽培措施。我们前期利用水稻‘珍汕97’和‘明恢63’重组自交系群体的127个家系研究了穗颈维管束数量与茎鞘NSC转运和产量的关系, 同时发现穗颈大、小维管束在茎鞘NSC转运中的作用不同(Pan等2011)。然而, 水稻穗颈大、小维管束形态解剖特征的基因型差异及其与茎鞘NSC转运和产量形成的关系尚不清楚。本研究从上述重组自交系群体中筛选穗颈维管束数量具有差异的家系进一步探究不同基因型水稻穗颈大、小维管束形态解剖特征差异及其与茎鞘NSC转运和产量形成

收稿 2018-11-09 修定 2019-01-28

资助 国家重点研发计划(2016YFD0300207)和国家自然科学基金(31371548)。

* 通讯作者(cuikehui@mail.hzau.edu.cn)。

的关系, 研究结果将为水稻茎鞘NSC转运调控和高产品种选育提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料种植

水稻(*Oryza sativa* L.)材料为作物遗传改良国家重点实验室构建的‘珍汕97’和‘明恢63’重组自交系R46、R94、R118和R232。试验于2013年在武穴市大金镇(29°51' N, 115°33' E)进行。该地区年平均太阳辐射为11.5 MJ·m⁻²·d⁻¹, 年平均最高和最低温度分别为23.4°C和15.2°C。稻田土壤类型为灰黏土(地表20 cm土层), 具有如下理化性状: pH 5.3, 有机质26.3 g·kg⁻¹, 总氮含量2.0 g·kg⁻¹, 速效磷8.8 mg·kg⁻¹, 速效钾114.1 mg·kg⁻¹。设置2个氮肥水平, 高氮(high nitrogen, HN)为150 kg (N)·hm⁻², 低氮(low nitrogen, LN)为0 kg (N)·hm⁻²。育苗采用水育秧, 5月14日播种, 6月10日移栽, 种植密度13.3 cm×30.0 cm, 每穴移栽2苗。试验采用裂区设计, 氮水平为主区, 水稻家系为副区, 随机区组排列, 重复3次。不同氮水平小区之间做田埂并覆盖黑色塑料膜, 防止养分渗漏和流失。两个氮处理田块基肥施磷量为40 kg (P)·hm⁻², 施钾量50 kg (K)·hm⁻²。施氮主区基肥氮肥60 kg (N)·hm⁻², 移栽后15 d追施氮肥30 kg (N)·hm⁻², 幼穗分化期追施氮肥60 kg (N)·hm⁻², 追施钾肥50 kg

(K)·hm⁻²。全程精细管理, 根据实际情况喷洒农药防治病虫害, 避免产量损失。

1.2 穗颈维管束形态解剖性状测定

在抽穗期选取长势一致且同一天开花的主茎或大分蘖挂牌标记。取样前先调查各处理的平均茎蘖数。取样时按平均值选取5株包含标记穗的水稻植株, 从中取5个挂牌标记的穗, 将穗颈节下方约1.5 cm长的一段茎秆, 剪成若干小段, 放入FAA固定液中固定保存, 制作石蜡切片。用显微镜(Nikon Corporation, Inc., Japan)观察大、小维管束的形态特征(图1)。使用Image-pro plus 6.0 (Media cybernetics, USA)分析图像并测定大、小维管束数量、横截面积和韧皮部面积等形态解剖性状。每个生物学重复每个性状观测5~8个值, 共测定3次生物学重复。

大、小维管束主要性状计算如下:

大、小维管束数量(个·茎⁻¹): 每个重复选取完整清晰的穗颈横截图像, 分别计数单茎穗颈大、小维管束数量。维管束总数量(个·茎⁻¹)为单茎LVB数量与SVB数量之和。

大、小维管束横截面积(10⁻⁹ m²·个⁻¹): 每个重复分别观测5~8个大、小维管束横截面积并计算平均值。大、小维管束总横截面积(10⁻⁹ m²·茎⁻¹)为单茎大、小维管束数量分别与单个大、小维管束横截面

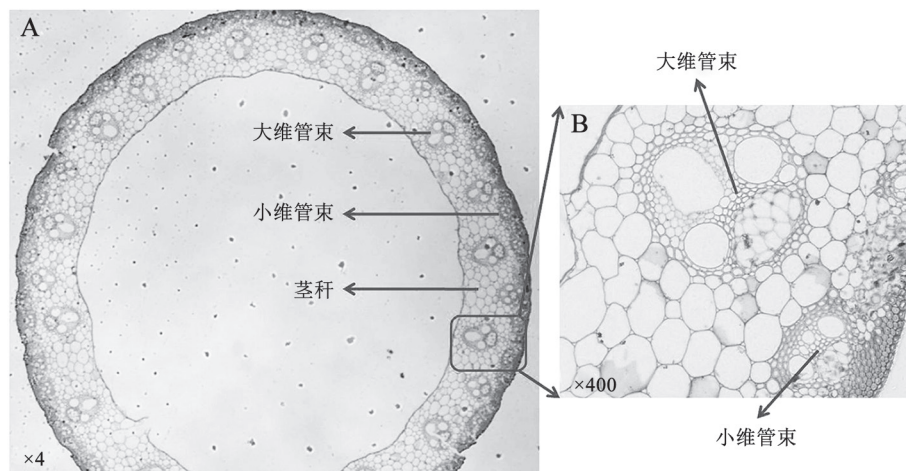


图1 水稻穗颈大、小维管束示意图

Fig.1 Illustrations for large and small vascular bundles of peduncle in rice

A: 水稻穗颈横切面(石蜡切片), 放大4倍; B: 大维管束和小维管束, 放大400倍。

积的乘积。维管束总横截面积($10^9 \text{ m}^2 \cdot \text{茎}^{-1}$)为LVB总横截面积与SVB总横截面积之和。

大、小维管束韧皮部面积($10^9 \text{ m}^2 \cdot \text{个}^{-1}$): 每个重复分别观测5~8个大、小维管束韧皮部面积并计算平均值。大、小维管束总韧皮部面积($10^9 \text{ m}^2 \cdot \text{茎}^{-1}$)分别为单茎大、小维管束数量分别与单个大、小维管束韧皮部面积的乘积。维管束总韧皮部面积($10^9 \text{ m}^2 \cdot \text{茎}^{-1}$)为单茎LVB总韧皮部面积与SVB总韧皮部面积之和。

1.3 茎鞘可溶性糖和淀粉浓度测定

分别在抽穗期和成熟期, 先调查每处理平均茎蘖数(抽穗期)或有效穗数(成熟期), 然后根据平均值选取长势一致的水稻6株, 再将茎、叶片和穗分开, 收集所有茎鞘并混合, 降低单株间差异造成的误差, 烘干后一起粉碎, 用于可溶性糖和淀粉浓度测定, 共测定3次生物学重复。茎鞘可溶性糖和淀粉浓度测定参考Yoshida等(1976)的方法。茎鞘NSC浓度和NSC转运相关指标计算: 茎鞘NSC浓度 $[\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} (\text{DW})]$ 用可溶性糖浓度和淀粉浓度总和表示。茎鞘NSC含量(total mass of NSC in stem, TM, $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)=茎鞘干重 \times NSC浓度; NSC表观转运量(apparent transferred mass of NSC, ATM, $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)=抽穗期茎鞘NSC含量-成熟期茎鞘NSC含量; NSC表观转运率(apparent transferred ratio of NSC, AR, %)=NSC表观转运量/抽穗期茎鞘NSC含量 $\times 100$; NSC表观贡献率(apparent contribution of NSC, AC, %)=NSC表观转运量/籽粒产量 $\times 100$ 。

1.4 产量及产量构成测定

成熟期每小区取代表性植株(有效穗数为小区平均值) 6株, 统计每株有效穗数后徒手脱粒。采用水选和风选的方法将籽粒分为饱粒、半饱粒和空粒。所有的饱粒、半饱粒和空粒自然风干后称总重, 然后分别取小样统计粒数, 计算饱粒、半饱粒和空粒总数。植株地上所有部分, 包括叶片、茎鞘、枝梗、饱粒、半饱粒和空粒, 均在 80°C 条件下烘干至恒重, 并计算生物量($\text{t} \cdot \text{hm}^{-2}$)、有效穗数($\text{个} \cdot \text{m}^{-2}$)、每穗颖花数($\text{个} \cdot \text{穗}^{-1}$)、结实率(%)、千粒重(g)、收获指数(%)和产量($\text{t} \cdot \text{hm}^{-2}$)。结实率(%)=饱粒数/(饱粒数+空粒数+半饱粒数) $\times 100$; 收获指数(%)=籽粒产量/地上部生物量 $\times 100$ 。

1.5 数据分析

采用Excel 2007进行数据整理和计算, 使用Statistix9软件包(Analytical software, Tallahassee, FL, USA)进行方差分析, 所有性状平均值均为3个生物学重复的平均值, 采用最小显著性差异法(LSD)在0.05水平上比较同一家系材料不同氮处理间和同一氮处理不同家系间差异显著性。作图和相关性分析在SigmaPlot10.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA)中完成, 所有的相关性分析采用线性模型(Pearson相关)。

2 实验结果

2.1 不同水稻家系维管束数量

根据穗颈大、小维管束数量可将4个家系分为3个类型(图2-A~B), 一是大、小维管束数量都多的, 即R46和R94, 其LVB和SVB数量分别为23和28个左右; 二是大、小维管束数量都少的, 即R118, 其LVB和SVB数量分别为14和15个; 三是LVB数量少而SVB数量多的, 即R232, 其LVB数量为15个, SVB数量为23个。

LN和HN处理下, R46和R94的LVB数量分别显著高于R118和R232, R46和R94间、R118和R232间无显著差异; R46和R94的SVB数量无差异, 分别显著高于R118和R232, 并且R118显著低于R232。除R118外, HN处理同一家系大、小维管束数量高于LN处理, 但差异不显著(图2-A~B)。R118的大维管束数量与维管束总数量比最高, 显著高于R232, R46和R94间无差异, 而R118的小维管束数量与维管束总数量比最低, 与R232相比差异显著, 其他三个家系(R46、R94和R232)间无差异(图2-C~D)。

2.2 不同水稻家系维管束横截面积和韧皮部面积

LN和HN处理下4个家系LVB横截面积无显著差异(图3-A), SVB横截面积R118最低, LN下与R94差异显著, HN下与R46差异显著(图3-B)。

LN处理下4个家系的LVB韧皮部面积无显著差异, 而HN处理下R232最高, 然后依次是R94、R118和R46; R46显著低于R94和R232, R118仅与R232差异显著(图3-C)。R118的SVB的韧皮部面积最低, LN下与R46和R94差异显著, HN下与R94差异显著(图3-D)。与LN处理相比, HN处理增加了

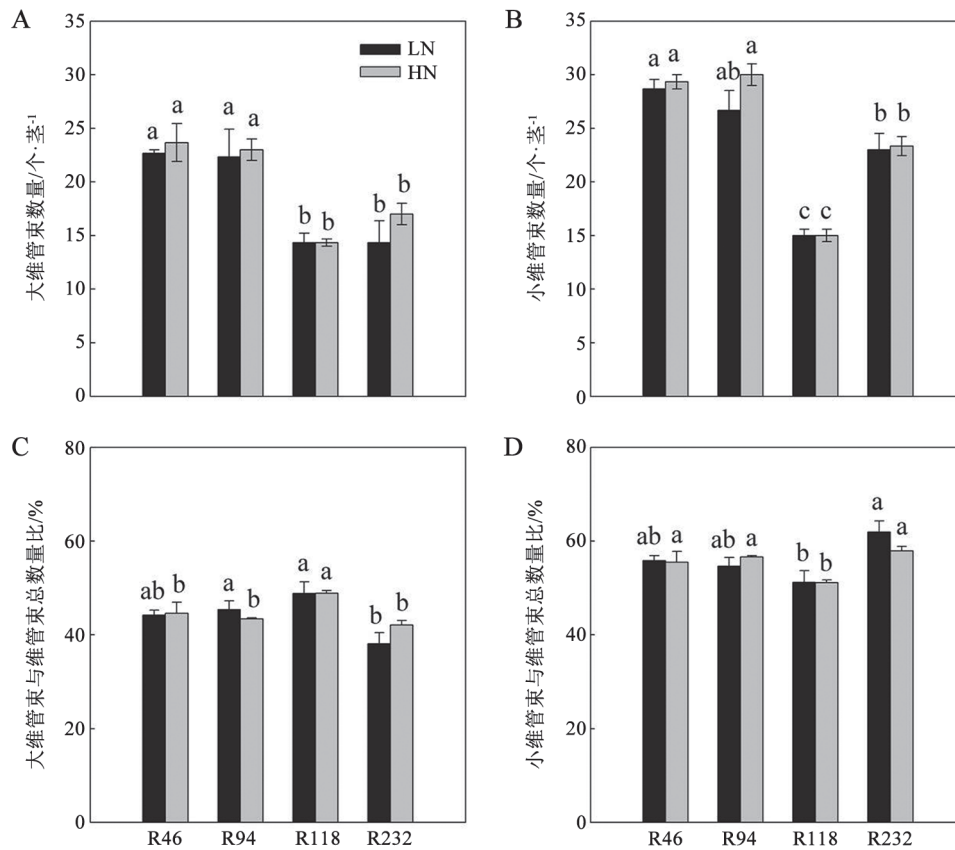


图2 不同水稻家系主茎穗颈大、小维管束数量

Fig.2 Numbers of large and small vascular bundles of peduncle in rice lines

数据(平均值±SE, $n=3$)呈现以单茎为单位, 不同字母表示同一氮处理不同家系在0.05水平差异显著。LN: 低氮处理; HN: 高氮处理; 后图表同此。

LVB和SVB横截面积和韧皮部面积, 但差异不显著(图3)。

由图4可知, LVB总横截面积和总韧皮部面积、SVB总横截面积和总韧皮部面积、维管束总横截面积和总韧皮部面积这6个性状均表现为R46和R94高于R232和R118。其中R118的上述6个性状大都显著低于R46、R94和R232。同一氮处理不同家系间大、小维管束中韧皮部面积占各自维管束面积的比例均无显著差异(图4-G~I)。与LN处理相比, HN处理下大、小维管束总横截面积、总韧皮部面积以及维管束总横截面积、总韧皮部面积增加, 但差异不显著(图4-A~F)。

由图5可知, R118大维管束横截面积与维管束总横截面积比、大维管束韧皮部与维管束总韧皮部面积比和大维管束韧皮部与维管束总横截面积

比高于R46、R94和R232(图5-A~C); 而R118的SVB这3个比值低于R46、R94和R232(图5-D~F)。

2.3 不同水稻家系茎鞘非结构性碳水化合物转运

由图6可知, R46和R94的表观转运量(ATM)、表观转运率(AR)和茎鞘NSC对产量的表观贡献率(AC)均显著高于R118和R232。LN处理下R232的ATM、AR和AC高于R118, 但只有AR表现出显著差异; 而HN处理下R232的ATM、AR和AC均显著高于R118。

2.4 维管束性状与茎鞘非结构性碳水化合物转运的关系

LN和HN处理下LVB数量和总横截面积与ATM、AR和AC显著或极显著正相关(图7-A, F, K, D, I, N); LVB总韧皮部面积在HN下与ATM、AR和AC显著或极显著正相关(图7-E, J, O); LVB横截面

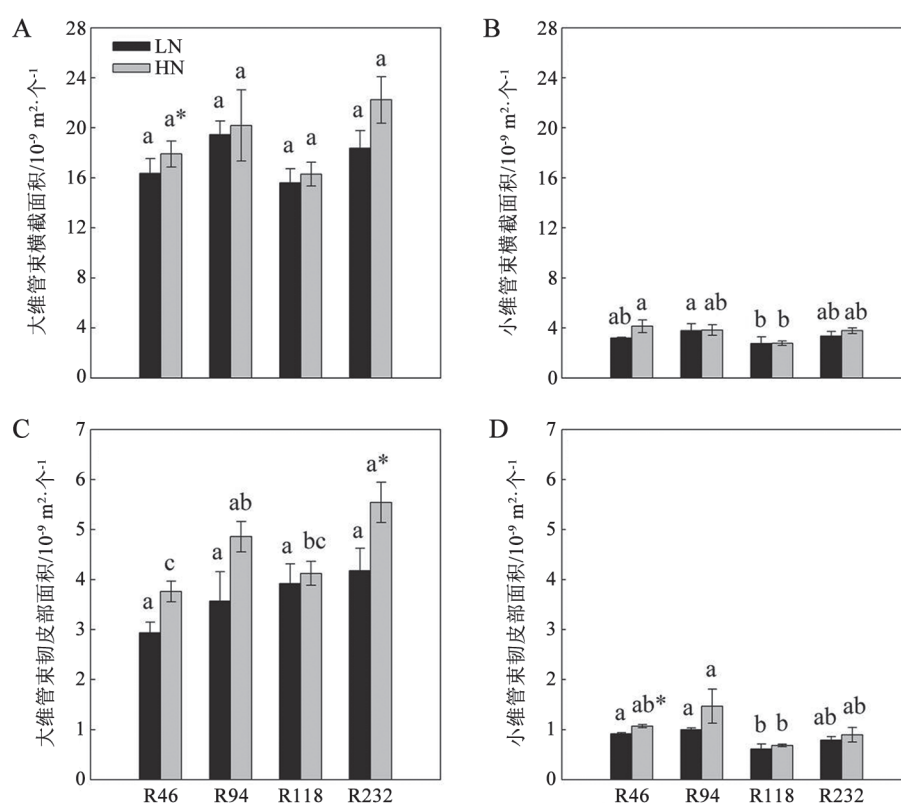


图3 不同水稻家系主茎穗颈大、小维管束横截面积和韧皮部面积

Fig.3 Cross sectional areas and phloem areas of large and small vascular bundles of peduncle in rice lines

数据(平均值 \pm SE, $n=3$)呈现以单个维管束为单位, 不同字母表示同一氮处理不同家系在0.05水平差异显著; *表示同一家系不同氮处理在0.05水平差异显著, 图4~6同此。

积和韧皮部面积与茎鞘NSC转运不相关(图7-B, C, G, H, L, M)。

LN和HN处理下SVB数量(图8-A, F, K)、韧皮部面积(图8-C, H, M)、总横截面积(图8-D, I, N)和总韧皮部面积(图8-E, J, O)分别与ATM、AR和AC显著或极显著正相关, 横截面积则与AR显著正相关(图8-G)。

由表1可知, 两个氮处理下, 大维管束与维管束总数量比与ATM、AR和AC负相关(除LN处理下与ATM和AC正相关), 小维管束与维管束总数量比与ATM、AR和AC正相关(除LN处理下与ATM和AC负相关); 大维管束与维管束总横截面积比、大维管束韧皮部与维管束总韧皮部面积比及大维管束韧皮部与维管束总横截面积比分别与ATM、AR和AC负相关, 而SVB的这3个比值分别与ATM、AR和AC正相关。

2.5 产量及产量构成

由表2可知, R46的产量显著高于其他3个家系, R94和R232显著高于R118, LN和HN处理下趋势相同。R46产量高主要归因于其高的结实率、粒重和生物量, R118产量低主要是因为其低的生物量造成的; 与R232相比, R94的有效穗数和收获指数较低, 但生物量较高, 两者产量无差异。

2.6 维管束性状与结实率、千粒重和产量的关系

由表3可知, LVB性状中, 维管束数量与结实率、千粒重和产量显著正相关(除与LN下与结实率相关不显著); 韧皮部面积与三者负相关, LN下与千粒重和产量相关显著; 总横截面积与三者正相关, HN下显著; 总韧皮部面积与三者正相关, HN下与结实率相关显著; 韧皮部与维管束面积比值与三者负相关, LN下与千粒重和产量相关显著。

SVB性状中, 维管束数量与结实率、千粒重

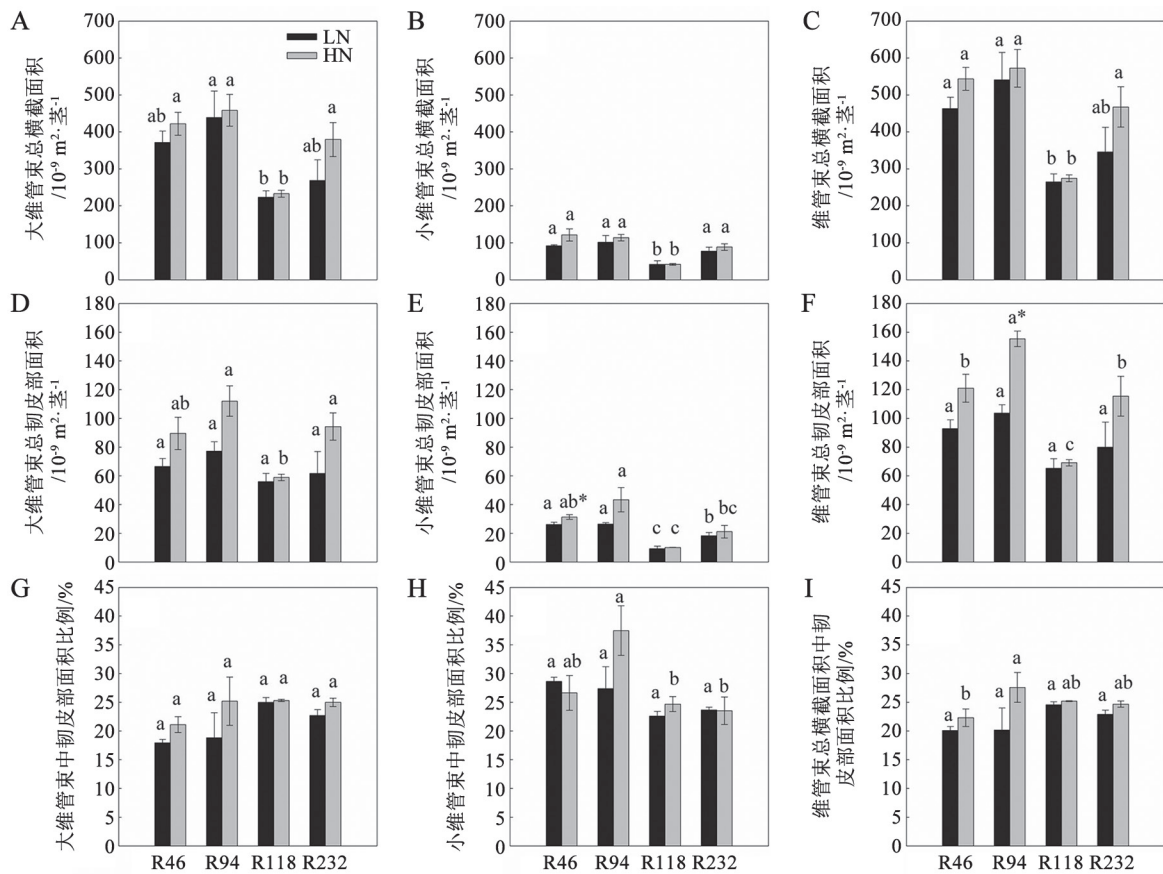


图4 不同水稻家系主茎穗颈大、小维管束形态解剖特征

Fig.4 Anatomical characteristics of large and small vascular bundles of peduncle in rice lines

图A~F和I中数据呈现以单茎为单位, 图G和H中以单个维管束为单位, 均表示为平均值±SE (n=3)。

和产量极显著正相关(LN处理下与结实率相关不显著), 且相关系数高于LVB与三者的相关系数; 横截面积与三者正相关, HN下与千粒重和产量相关显著; 韧皮部面积与三者正相关; 总横截面积与三者是正相关, HN下显著, 且相关系数均高于LVB与三者的相关系数; 总韧皮部面积与三者显著正相关(LN处理下与结实率相关不显著); 韧皮部与维管束面积比与三者正相关。大、小维管束总横截面积和总韧皮部面积分别与结实率、千粒重和产量正相关, HN下显著。

另外, 大维管束与维管束总数量比、大维管束与维管束总横截面积比、大维管束韧皮部与维管束总韧皮部面积比以及大维管束韧皮部与维管束总横截面积比等4个性状分别与结实率、千粒重和产量均呈负相关, 而SVB的这4个性状与3个产

量性状均呈正相关, 其中SVB韧皮部与维管束总韧皮部面积比分别与结实率、千粒重和产量的相关性达到显著或极显著水平(LN处理下与结实率相关不显著)(表3)。

3 讨论

3.1 水稻穗颈维管束性状的基因型差异

水稻穗颈维管束数量存在基因型差异, 籼稻品种LVB数量及其与枝梗分枝数比值高于粳稻品种(Sasahara等1982; Fukuyama和Takayama 1995)。潘俊峰(2010)发现127份不同基因型水稻大、小维管束数量变异范围分别是 $(2.89\sim 7.35)\times 10^3$ 个 $\cdot m^{-2}$ 和 $(3.71\sim 9.34)\times 10^3$ 个 $\cdot m^{-2}$, 本研究也发现4个水稻家系(籼稻)大、小维管束数量表现出明显差异(图2)。这些结果表明不同品种间穗颈维管束数量存在差

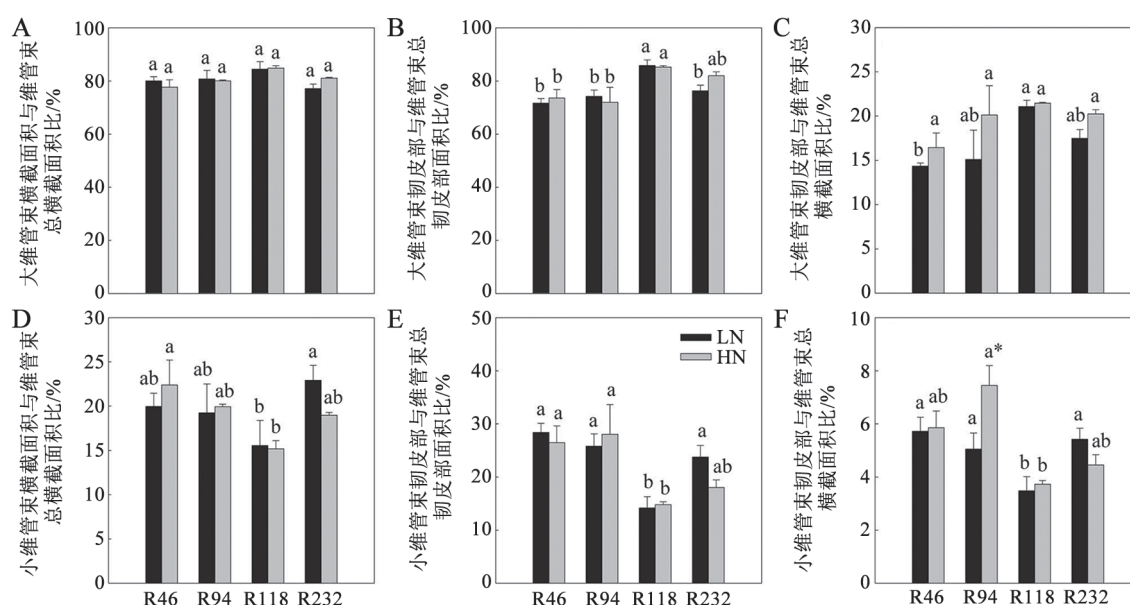


图5 不同水稻家系主茎穗颈大(小)维管束横截面积与维管束总横截面积比、韧皮部与维管束总韧皮部面积比及韧皮部与维管束总横截面积比

Fig.5 The ratio of area of vascular bundle to total vascular bundles, the ratio of area of phloem to total phloem, the ratio of area of phloem to total vascular bundles for large and small vascular bundles of peduncle in rice lines

数据(平均值±SE, $n=3$)呈现以单茎为单位。

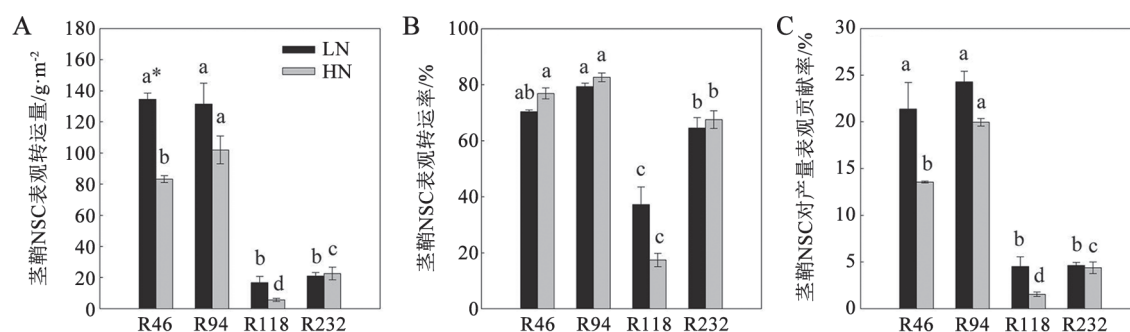


图6 不同水稻家系茎鞘NSC转运

Fig.6 Stem NSC translocation in rice lines

数据表示为平均值±SE ($n=3$)。

异, 也表明来源于相同亲本的不同家系材料间穗颈维管束特征呈现出显著变异。解剖性状方面, 不同家系大、小维管束横截面积和韧皮部面积差异并不明显(图3), 因此, 单茎大、小维管束总横截面积和总韧皮部面积差异主要取决于大、小维管束数量的差异, 从而导致4个家系中R118大、小维管束总横截面积和总韧皮部面积最小(图4-A,

B, D, E)。尽管LVB横截面积和韧皮部面积高于SVB, 但大、小维管束中韧皮部分别与各自维管束横截面积比在不同家系中无显著差异, 是一个较为稳定的性状(图4-G~I); 有研究表明SVB在茎鞘同化物转运过程中表现出正的直接效应, LVB表现出负的直接效应(Pan等2011), 因此, 大、小维管束在同化物转运中可能具有不同的作用。

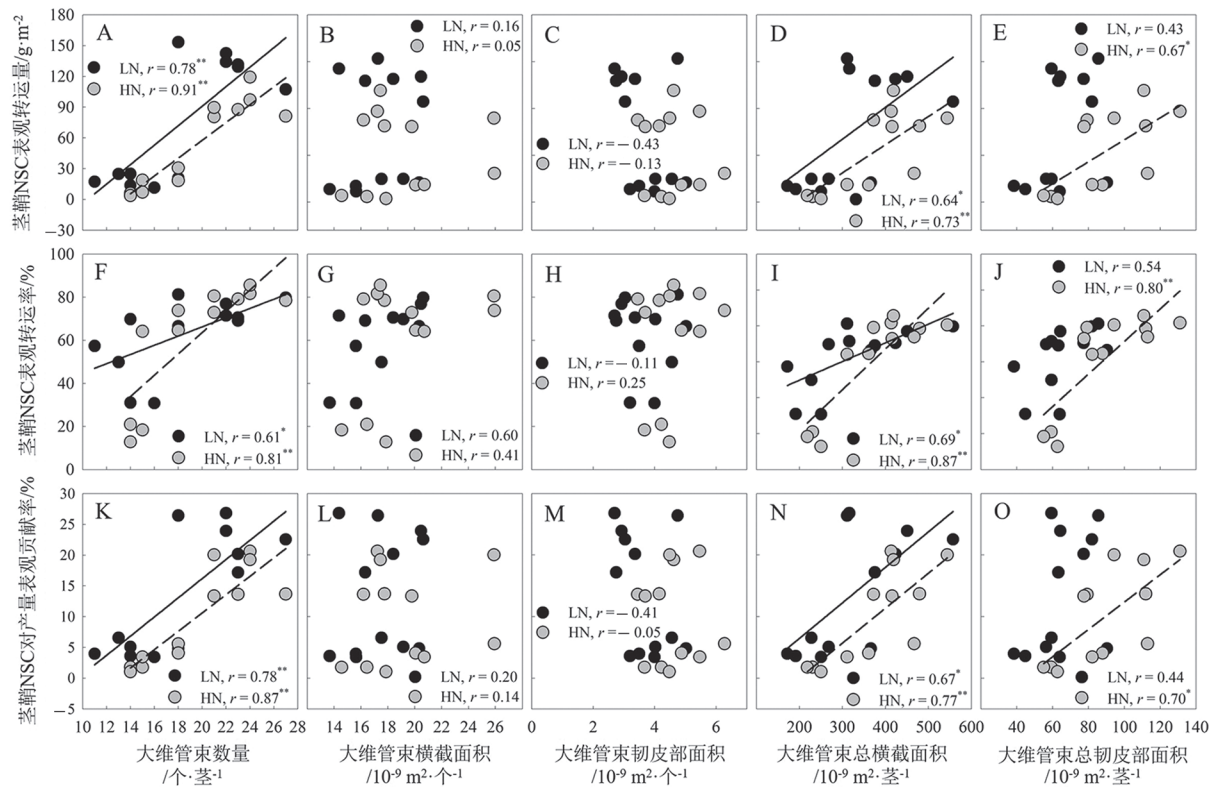


图7 不同水稻家系穗颈LVB性状与茎鞘NSC转运的相关性($n=12$)

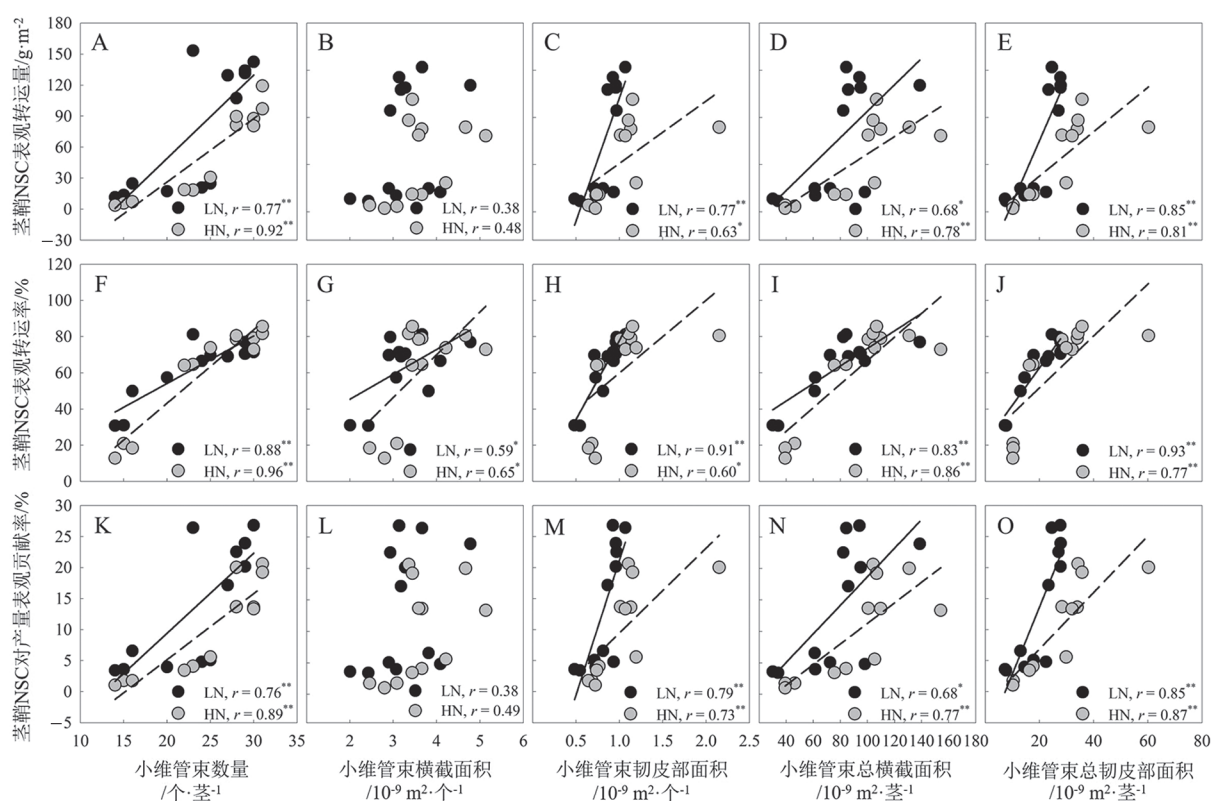
Fig.7 Correlations of stem NSC translocation with characteristics of large vascular bundle in rice lines ($n=12$)

每个图中均为两个氮水平下(黑色圆点表示LN, 灰色圆点表示HN) 4个家系的数据。*表示在0.05水平显著, **表示在0.01水平显著, 图8同此。

3.2 穗颈维管束性状与茎鞘非结构性碳水化合物转运及产量形成的关系

维管束系统是源-库间物质运输的通道。在作物产量形成的相关研究中, 通常更多地关注源和库, 而较少考虑到“流”(维管束特征)对光合产物运输和产量形成的贡献。研究者很早就注意到了维管束特征与产量间的密切关系(Housley和Peterson 1982), 如稻麦等作物穗颈大、小维管束数量与粒重和结实率显著正相关(李红宇等2016; 申海兵等2007; 梅方竹和周广生2001); Evans等(1970)研究表明提高维管束韧皮部面积有利于增加同化物的运输速率。也有研究者认为“流”不是产量的限制因子, 如在小麦和高粱中研究表明维管束减少或运输能力降低并不影响产量(Ledent 1977; Fischer和Wilson 1975)。近年来, 遗传学研究发现水稻*DEP1* (*DENSE AND ERECT PANICLE1*)基因控制水稻穗

型和穗颈维管束数量, 与野生型*DEP1*水稻植株相比, *dep1*突变体水稻植株穗颈大、小维管束数量显著增加, 收获指数和产量显著增加(Huang等2009; Xu等2015)。这些研究表明“流”仍然是影响水稻产量的重要因素之一。本研究发现R46和R94 (维管束数量多)的茎鞘NSC转运高, 而R118 (维管束数量最少)茎鞘NSC转运最低(图6), 并且R46和R94的产量显著高于R118 (表2); 相关性分析也表明维管束数量与产量性状显著正相关(表3)。由此可见, 多的维管束数量有利于茎鞘NSC向籽粒转运, 从而增加产量。Fukuyama和Takayama (1995)认为, 与粳稻相比, 籼稻高的维管束数量与穗一次枝梗数的比值有利于剑叶中光合产物快速转运, 是籼稻灌浆速率高的原因。此外, 增加维管束数量及其与一次枝梗的比值能提高茎鞘NSC转运(Terao等2010)。

图8 不同水稻家系穗颈SVB性状与茎鞘NSC转运的相关性($n=12$)Fig.8 Correlations of stem NSC translocation with characteristics of small vascular bundle in rice lines ($n=12$)表1 水稻穗颈维管束特征与茎鞘NSC转运的相关性($n=12$)Table 1 Correlations of stem NSC translocation with characteristics of vascular bundle of peduncle in rice ($n=12$)

性状	处理	大(小)维管束数量与 维管束总数量比	大(小)维管束横截面积与 维管束总横截面积比	大(小)维管束韧皮部面积与 维管束总韧皮部面积比	大(小)维管束韧皮部面积与 维管束总横截面积比
ATM	LN	0.05 (-0.05) [§]	-0.16 (0.16)	-0.68* (0.68*)	-0.56 (0.51)
	HN	-0.37 (0.37)	-0.61* (0.61*)	-0.72** (0.72**)	-0.29 (0.84**)
AR	LN	-0.40 (0.40)	-0.45 (0.45)	-0.79** (0.79**)	-0.62* (0.68*)
	HN	-0.69* (0.69*)	-0.67* (0.67*)	-0.64* (0.64*)	-0.32 (0.72**)
AC	LN	0.07 (-0.07)	-0.14 (0.14)	-0.67* (0.67*)	-0.55 (0.50)
	HN	-0.37 (0.37)	-0.54* (0.54*)	-0.75** (0.75**)	-0.26 (0.89**)

§: 括号外和括号内相关系数分别是指LVB和SVB相关指标与3个茎鞘NSC转运性状的相关性。*和**分别表示在0.05和0.01水平显著。

本研究中, R232和R118的LVB数量相当, 而R232的SVB数量及其与维管束总数量比均显著高于R118 (图2-B, D), 同时也观察到R232的AR、ATM显著高于R118 (图6)、SVB数量与NSC转运显著正相关(图8), 这些结果表明少的SVB数量可能是导致R118茎鞘NSC转运低的一个原因。

本研究观察到LVB相关性状中仅有数量、总横截面积、HN处理下总韧皮部面积与茎鞘NSC转运显著正相关(图7), 而SVB性状(除SVB横截面积外)均与茎鞘NSC转运显著正相关(图8); 另一方面, 穗颈SVB性状与结实率、千粒重和产量的相关系数均高于LVB与三者的相关系数, 其中SVB韧皮部

表2 不同水稻家系的产量及产量构成

Table 2 Yield and its components of rice lines

处理	家系	有效穗数/个·m ⁻²	颖花数/个·穗 ⁻¹	结实率/%	千粒重/g	收获指数/%	生物量/t·hm ⁻²	产量/t·hm ⁻²
LN	R46	270.8±11.0 ^a	115.6±6.4 ^b	83.5±7.9 ^a	24.6±1.1 ^a	42.7±2.8 ^a	15.1±2.0 ^a	7.0±0.3 ^a
	R94	226.4±9.6 ^b	162.1±7.0 ^a	64.7±4.6 ^b	22.7±0.7 ^b	36.9±1.7 ^b	14.6±0.9 ^a	5.6±0.3 ^b
	R118	268.1±14.6 ^a	101.1±8.8 ^b	62.9±1.2 ^b	21.5±0.1 ^b	46.5±1.7 ^a	7.9±0.5 ^c	4.8±0.2 ^c
	R232	276.4±27.7 ^a	119.1±14.4 ^b	64.0±2.2 ^b	21.7±0.6 ^b	43.1±1.0 ^a	10.5±0.8 ^b	5.9±0.1 ^b
HN	R46	331.9±18.8 ^{a*}	114.8±11.0 ^a	69.7±4.0 ^a	23.2±1.2 ^a	35.5±2.5 ^{ab}	17.3±0.7 ^a	7.4±0.6 ^a
	R94	250.0±11.0 ^b	131.5±18.8 ^a	68.0±5.0 ^{ab}	22.9±0.3 ^a	32.1±2.8 ^b	15.9±1.5 ^a	6.4±0.4 ^{ab*}
	R118	319.4±8.7 ^a	95.4±2.1 ^b	55.8±6.7 ^b	21.5±0.4 ^b	41.2±4.5 ^a	8.9±0.4 ^c	4.9±0.2 ^c
	R232	313.9±31.3 ^{a*}	118.4±4.4 ^a	62.7±7.2 ^{ab}	22.1±0.2 ^{ab}	42.4±2.6 ^a	12.1±1.2 ^b	6.3±0.5 ^b

表3 穗颈大、小维管束性状与结实率、千粒重和产量的相关性(n=12)

Table 3 Correlations of LVB and SVB traits with grain filling percentage, 1 000-grain weight, and grain yield (n=12)

维管束性状	处理	结实率	千粒重	产量
大(小)维管束数量	LN	0.47 (0.51) [§]	0.60* (0.68**)	0.54* (0.78**)
	HN	0.69** (0.81**)	0.60* (0.82**)	0.68** (0.86**)
大(小)维管束横截面积	LN	0.16 (0.10)	0.01 (0.16)	0.03 (0.13)
	HN	0.27 (0.50)	0.17 (0.73**)	0.26 (0.74**)
大(小)维管束韧皮部面积	LN	-0.47 (0.35)	-0.58* (0.45)	-0.55* (0.44)
	HN	-0.04 (0.53)	-0.19 (0.45)	-0.01 (0.37)
大(小)维管束总横截面积	LN	0.26 (0.36)	0.44 (0.50)	0.39 (0.52)
	HN	0.68** (0.73**)	0.57* (0.89**)	0.66* (0.88**)
大(小)维管束总韧皮部面积	LN	0.07 (0.48)	0.11 (0.63 [†])	0.07 (0.66 [†])
	HN	0.56* (0.67**)	0.36 (0.63 [†])	0.50 (0.56 [†])
大(小)维管束韧皮部与横截面积比	LN	-0.41 (0.33)	-0.60* (0.42)	-0.63* (0.44)
	HN	-0.27 (0.46)	-0.39 (0.21)	-0.34 (0.08)
大(小)维管束数量与维管束总数量比	LN	-0.02 (0.02)	-0.06 (0.06)	-0.34 (0.34)
	HN	-0.53 (0.53)	-0.64* (0.64 [†])	-0.68** (0.68**)
大(小)维管束横截面积与维管束总横截面积比	LN	-0.14 (0.14)	-0.14 (0.14)	-0.33 (0.33)
	HN	-0.57* (0.57 [†])	-0.91** (0.91**)	-0.88** (0.88**)
大(小)维管束韧皮部与维管束总韧皮部面积比	LN	-0.50 (0.50)	-0.63* (0.63 [†])	-0.77** (0.77**)
	HN	-0.64* (0.64 [†])	-0.70** (0.70**)	-0.59* (0.59 [†])
大(小)维管束韧皮部与维管束总横截面积比	LN	-0.42 (0.38)	-0.61* (0.40)	-0.70** (0.59 [†])
	HN	-0.38 (0.67**)	-0.56 (0.62 [†])	-0.51 (0.51)
大、小维管束总横截面积	LN	0.30	0.48	0.44
	HN	0.72**	0.67**	0.74**
大、小维管束总韧皮部面积	LN	0.23	0.31	0.29
	HN	0.67**	0.52	0.59 [†]
大、小维管束总韧皮部与总横截面积比	LN	-0.32	-0.51	-0.54 [†]
	HN	-0.05	-0.28	-0.29

§: 括号外和括号内相关系数分别是指LVB和SVB相关指标与3个产量性状的相关性。*和**分别表示在0.05和0.01水平显著。

面积、韧皮部与维管束横截面积比与三者均为正相关关系, 而LVB这两个性状与三者均为负相关关系(表3); 另外, 本研究发现小维管束数量与维管束总数量比、小维管束横截面积与维管束总横截面

积比、小维管束韧皮部面积与维管束总韧皮部面积比以及小维管束韧皮部面积与维管束总横截面积比等性状与4个家系的茎鞘NSC转运和产量趋势一致, 而LVB的这些性状并没有类似的规律(图5、

6, 表2), 并且大维管束的上述性状与茎鞘NSC转运和产量呈负相关, 而在小维管束中与茎鞘NSC转运和产量呈正相关关系(表1和3)。这些结果表明SVB对茎鞘NSC转运和产量形成的作用比LVB大, 这与前人的研究结果一致(Pan等2011), 其内在机理尚需进一步的研究验证。

值得注意的是, 在两种氮水平下LVB总韧皮部面积与茎鞘NSC转运都没有相关性, 而SVB总韧皮部面积及其比例与茎鞘NSC转运均显著正相关。此外, 穗颈大、小维管束中韧皮部分别占其维管束横截面积的比例没有表现出基因型差异(图4), 然而SVB的这一比值高于LVB (LVB为22.6%, SVB为26.8%)。这些结果表明大、小维管束韧皮部功能差异可能是造成它们对茎鞘NSC转运和产量贡献差异的原因。目前, 我们对水稻穗颈大、小维管束在茎鞘NSC转运中的功能差异机理的研究仍在进行中。此外, 本研究材料为籼稻且数量有限, 选用来源更广泛和遗传背景差异更大的品种(如不同历史时期的常规稻、杂交种、籼稻、粳稻、籼粳杂交稻等)进行相关研究是必要的。

3.3 氮水平对穗颈维管束性状及茎鞘非结构性碳水化合物转运的影响

低氮处理增加了茎鞘NSC转运及其对产量的贡献(Gebbing和Schnyder 1999; Pan等2011)。在低施氮量条件下水稻加快启动衰老程序, 促进茎鞘同化物更快更多的向籽粒转运(Yang等2001), 高氮条件下植株呼吸消耗以及植株建成对碳、氮需求增加从而降低了茎鞘NSC对产量的贡献(Gebbing等1999)。然而, Deng等(2016)研究表明施氮增加了水稻灌浆后期茎鞘NSC的转运。本研究中LN处理增加了ATM和AC(图6)。这些结果表明氮供应量和栽培管理对水稻茎鞘NSC转运与分配影响不同(He等2001; Yang等2001), 可能与水稻基因型及其氮响应特征有关。

栽培管理条件(如施氮量)影响小维管束发育, 穗颈小维管束数量和横截面积随氮肥水平增加而增加(Lee等1994)。另外, 与氮肥全部做基肥施用相比, 氮肥多次施用(分别在分蘖、幼穗分化和抽穗期施用)增加了穗颈大、小维管束的数量和横截面积, 不同的分施比例对大维管束横截面积的增

加幅度不同(Lee和Chae 2000)。本研究观察到增施氮肥增加了大、小维管束的数量、横截面积以及韧皮部面积(图2和3), 这一结果与前人一致(Lee等1994)。因此, 可以通过优化氮肥管理来改良维管束性状并促进茎鞘NSC转运。

参考文献(References)

- Cui K, Peng S, Xing Y, et al (2003). Molecular dissection of the genetic relationships of source, sink and transport tissue with yield traits in rice. *Theor Appl Genet*, 106: 649–658
- Deng F, Wang L, Mei X, et al (2016). Polyaspartate urea and nitrogen management affect nonstructural carbohydrates and yield of rice. *Crop Sci*, 56: 3272–3285
- Evans LT, Dunstone RL, Rawson HM, et al (1970). The phloem of the wheat stem in relation to requirements for assimilate by the ear. *Aust J Biol Sci*, 23: 743–752
- Fischer KS, Wilson GL (1975). Studies of grain production in *Sorghum bicolor* (L. Moench). III. The relative importance of assimilate supply, grain growth capacity and transport system. *Austra J Agric Res*, 26: 11–23
- Fukuyama T, Takayama T (1995). Variations of the vascular bundle system in Asian rice cultivars. *Euphytica*, 86: 227–231
- Gebbing T, Schnyder H (1999). Pre-anthesis reserve utilization for protein and carbohydrate synthesis in grains of wheat. *Plant Physiol*, 121: 871–878
- Gebbing T, Schnyder H, Kühbauch W (1999). The utilization of pre-anthesis reserves in grain filling of wheat. Assessment by steady-state $^{13}\text{CO}_2/^{12}\text{CO}_2$ labelling. *Plant Cell Environ*, 22: 851–858
- He P, Jin J, Zhou W (2001). Effect of nitrogen application on accumulation and translocation of carbon and nitrogen compounds in two maize cultivars with different senescence appearance. *J Plant Nutr*, 24: 671–681
- Housley TL, Peterson DM (1982). Oat stem vascular size in relation to kernel number and weight. I. Controlled Environment. *Crop Sci*, 22: 259–263
- Huang X, Qian Q, Liu Z, et al (2009). Natural variation at the *DEPI* locus enhances grain yield in rice. *Nat Genet*, 41: 494–497
- Ledent JF (1977). Effect of partial defoliation and vein cutting on grain growth and yield in winter wheat (*Triticum Aestivum* L.). *Bull Soc Roy Bot Belg*, 110: 239–250
- Lee DJ, Chae JC (2000). Effect of nitrogen split application methods on development of vascular bundle and yield components of rice cultivars. *Corean J Crop Sci*, 45: 237–240
- Lee DJ, Vergara BS, Zamora OB, et al (1994). Development

- of small vascular bundles at different tillers as affected by nitrogen levels in rice plants. *Croean J Crop Sci*, 39: 366–372
- Li H, Zheng G, Liu M, et al (2016). Differences of panicle weight index among varieties and its relationship with yield and quality of japonica rice in northern China. *Acta Agr Boreali-Sin*, 31: 175–181 (in Chinese with English abstract) [李红宇, 郑桂萍, 刘梦红等(2016). 北方粳稻穗重指数及其与产量品质关系的研究. *华北农学报*, 31: 175–181]
- Ma J, Ma W, Zhou K, et al (2002). The characteristics of the tissues of the first internode and their relations to the grain-filling for the different panicle types of rice. *Acta Agron Sin*, 28: 215–220 (in Chinese with English abstract) [马均, 马文波, 周开达等(2002). 水稻不同穗型品种穗颈节间组织与籽粒充实特性的研究. *作物学报*, 28: 215–220]
- Mei F, Zhou G (2001). Studies on the relation of the number of spikers and sections of vascular bundle of wheat varieties (strains). *J Huazhong Agr Univ*, 20: 107–113 (in Chinese with English abstract) [梅方竹, 周广生(2001). 小麦维管解剖结构与穗粒重关系的研究. *华中农业大学学报*, 20: 107–113]
- Pan J (2010). Effects of nitrogen treatments on characteristics of accumulation and translocation of nonstructural carbohydrates in stems and their genetic basis (dissertation). Wuhan: Huazhong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [潘俊峰(2010). 氮对水稻茎鞘非结构性碳水化合物积累转运特征的影响及其遗传基础研究(学位论文). 武汉: 华中农业大学]
- Pan J, Cui K, Wei D, et al (2011). Relationships of non-structural carbohydrates accumulation and translocation with yield formation in rice recombinant inbred lines under two nitrogen levels. *Physiol Plant*, 141: 321–331
- Sasahara T, Kodama K, Kambayashi M (1982). Studies on structure and function on the rice ear : IV. Classification of ear type by number of grain on the secondary rachis-branch. *Jap J Crop Sci*, 51: 26–34
- Scofield GN, Hirose T, Aoki N, et al (2007). Involvement of the sucrose transporter, OsSUT1, in the long-distance pathway for assimilate transport in rice. *J Exp Bot*, 58: 3155–3169
- Shen H, Yang D, Jing R, et al (2007). Genetic characters of vascular bundle in the first internode and its relationship with yield components of wheat. *J Triticeae Crops*, 27: 465–470 (in Chinese with English abstract) [申海兵, 杨德龙, 景蕊莲等(2007). 小麦穗颈维管束遗传特性及其与产量性状的关系. *麦类作物学报*, 27: 465–470]
- Terao T, Nagata K, Morino K, et al (2010). A gene controlling the number of primary rachis branches also controls the vascular bundle formation and hence is responsible to increase the harvest index and grain yield in rice. *Theor Appl Genet*, 120: 875–893
- Wang F, Huang Y, Li D, et al (2004). Analysis on the correlation among morphological anatomic traits in rice. *Acta Agr Univ Jiangxiensis*, 26: 477–484 (in Chinese with English abstract) [王锋尖, 黄英金, 李德荣等(2004). 水稻形态解剖结构性状间的相关分析研究. *江西农业大学学报*, 26: 477–484]
- Xu Q, Liu T, Bi W, et al (2015). Different effects of *DEP1* on vascular bundle-and panicle-related traits under indica and japonica genetic backgrounds. *Mol Breeding*, 35: 173–183
- Yang J, Zhang J, Wang Z, et al (2001). Remobilization of carbon reserves in response to water deficit during grain filling of rice. *Field Crops Res*, 71: 47–55
- Yoshida S, Forno DA, Cock JH, et al (1976). *Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice*. Third Edition. Manila: International Rice Research Institute Press
- Zhang ZH, Li P, Wang LX, et al (2002). Identification of quantitative trait loci (QTLs) for the characters of vascular bundles in peduncle related to indica-japonica differentiation in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, 128: 279–284

Characteristics of vascular bundles of peduncle and its relationship with translocation of stem assimilates and yield in rice

LI Guo-Hui^{1,2}, ZHANG Guo¹, CUI Ke-Hui^{1,*}

¹National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming System in the Middle Reaches of the Yangtze River, Ministry of Agriculture, College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

²Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology, Jiangsu Key Laboratory of Crop Cultivation and Physiology, Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Innovation Center of Rice Cultivation Technology in Yangtze River Valley of Ministry of Agriculture, Agricultural College of Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China

Abstract: In current study, four rice recombinant inbred lines, R46, R94, R118, and R232, derived from the cross between ‘Zhenshan97’ and ‘Minghui63’, were used to investigate the anatomic traits of large and small vascular bundles of peduncle and their relationships with translocation of stem non-structural carbohydrates (NSC) and yield formation under low and high nitrogen treatments. The results indicated that numbers of large and small vascular bundles of peduncle exhibited genotypic difference. Nitrogen application increased numbers, cross areas, and phloem areas of large and small vascular bundles, respectively. The numbers and total cross areas of large and small vascular bundles were significantly and positively correlated with stem NSC translocation, grain filling percentage, 1 000-grain weight, and grain yield, respectively, and correlation coefficients of small vascular bundle (SVB) were higher than that of large vascular bundle (LVB). The phloem area of SVB was significantly and positively correlated with stem NSC translocation, but not for LVB. The ratios of number of SVB to total vascular bundles, the ratio of area of SVB to total vascular bundle, the ratio of area of SVB phloem to total phloem, the ratio of area of SVB phloem to total vascular bundle were positively correlated with stem NSC translocation, grain filling percentage, 1 000-grain weight, and grain yield, respectively, but negative for LVB. These results indicated that SVB showed more tight association with stem NSC translocation and grain yield in comparison with LVB, the functional difference of phloem in stem NSC translocation might be the main reason. Therefore, varieties with more vascular bundles, especially small vascular bundles and cultivation techniques for increasing number and phloem area of SVB should be considered for high translocation of stem NSC, which may be potentially propitious to better grain yield performance.

Key words: rice; vascular bundles of peduncle; anatomic trait; non-structural carbohydrates; yield formation

Received 2018-11-09 Accepted 2019-01-28

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2016YFD0300207) and the National Natural Science Foundation of China (31371548).

*Corresponding author (cuikehui@mail.hzau.edu.cn).