

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2013.01266

## 籽粒蛋白质含量不同的转基因水稻株系产量形成特点

王康君 熊溢伟 葛立立 张 耗 王志琴 杨建昌 刘立军\*

扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室 / 农业部长江中下游作物生理生态与栽培重点开放实验室, 江苏扬州 225009

**摘 要:** 水稻籽粒蛋白质含量与产量的关系仍不十分清楚。本试验以日本晴和以其为亲本通过转基因方式获得的 5 个籽粒蛋白质含量有明显差异的水稻株系为材料, 在大田栽培条件下研究上述株系产量的形成特点。结果表明, 在相同施氮量条件下, 蛋白质含量高的水稻株系, 其产量水平相对较低, 结实率与籽粒蛋白质含量呈显著负相关。随着施氮水平的提高, 各株系籽粒蛋白质含量和产量明显增加, 产量增加的主要原因是单位面积穗数和每穗粒数的增加。抽穗前积累的干物质少, 抽穗后叶片功能期相对较短, 光合速率低, 灌浆结实期茎秆中的干物质和非结构性碳水化合物向籽粒转运率低, 引起结实率下降, 是导致籽粒蛋白质含量高的水稻株系产量降低的重要生理原因。

**关键词:** 水稻; 籽粒; 蛋白质含量; 产量形成

## Yield Formation Characteristics of Transgenic Rice Strains with Different Protein Contents in Grains

WANG Kang-Jun, XIONG Yi-Wei, GE Li-Li, ZHANG Hao, WANG Zhi-Qin, YANG Jian-Chang, and LIU Li-Jun\*

Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province / Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Cultivation in Middle and Lower Reaches of Yangtze River of Ministry of Agriculture, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China

**Abstract:** Relationship between protein content (PC) in grains and grain yield in rice has not been clearly understood. Nipponbare and its five transgenic strains with different PCs in grains were used in the study to investigate their yield formation characteristics under the condition of field cultivation. There were two main results: (1) Under the same nitrogen amount, grain yields were lower in strains with higher PC in grains. Filled grain rate was very significantly and negatively correlated with PC in grains. With an increase in N fertilizer, PC in grains and grain yield significantly increased and the increase in yield was mainly dependent on the increase in panicle number and grains per panicle. (2) Under the same nitrogen amount, the strains with higher PC had less dry matter accumulation before heading stage, shorter functional period and lower photosynthetic rate of flag leaves after heading stage and lower apparent translocation amounts of dry matter and non-structure carbohydrates (NSC) from stems to grains during grain filling stage, leading to lower filled grain rate, which is the possible physiological reason for lower yield in those strains.

**Keywords:** Rice; Grain; Protein content; Yield formation

水稻是我国最主要的粮食作物, 其播种面积占全国谷物总产的 40%以上<sup>[1]</sup>, 提高水稻产量和品质对保证中国粮食安全和社会稳定具有重要意义。蛋白质作为稻米中第二大类贮藏物质, 其在溶解性、生物价和能量吸收方面都有很好的性能, 且其氨基酸配比较为合理, 赖氨酸、苏氨酸等几种必需氨基酸含量高, 是一种优质蛋白质<sup>[2]</sup>, 因此稻米是人类

蛋白及能量的重要来源之一。但是水稻籽粒中蛋白质含量较低, 一般仅为 8%左右<sup>[3]</sup>, 是所有禾谷类作物中蛋白质含量最低的一种作物, 所以提高蛋白质含量是提高稻米营养品质的重要方面。然而, 以往很多研究表明, 提高蛋白质含量会影响水稻产量, 且所得研究结果不一致, 主要存在以下 3 种结论, 即水稻籽粒蛋白质含量与产量及其构成因素穗数及

本研究由国家自然科学基金项目(31171481), 国家公益性行业(农业)科研专项(201203031-2), 国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2009CB118603, 2012CB114306), 江苏高校优势学科和扬州大学科技创新培育基金项目(2012CXJ051)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 刘立军, E-mail: ljliu@yzu.edu.cn, Tel: 0514-87972133, Fax: 0514-87972133

第一作者联系方式: E-mail: 690655512@qq.com, Tel: 0514-87979087

Received(收稿日期): 2012-11-01; Accepted(接受日期): 2013-01-15; Published online(网络出版日期): 2013-03-22.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20130322.1738.008.html>

每穗粒数之间呈负相关关系<sup>[4-5]</sup>;水稻籽粒蛋白质含量与产量之间无相关关系<sup>[6-9]</sup>或呈正相关<sup>[10-12]</sup>。氮素是影响水稻生长发育和产量形成的重要矿质营养,关于施用氮肥可以调控水稻产量的报道屡见不鲜<sup>[13-15]</sup>;适量施用氮肥亦可以促进水稻籽粒中蛋白质的积累<sup>[13,16-17]</sup>。

以往关于稻米蛋白质含量的研究主要集中在环境因素对蛋白质含量的影响及蛋白质含量与其他理化性质的相关等方面,且关于水稻籽粒蛋白质含量与产量间关系的研究通常是以不同水稻品种或不同栽培措施为研究对象,导致研究结论有很大不同甚至矛盾。本试验设置不同氮肥处理,研究不同蛋白质含量水稻株系产量形成特点,以期水稻高产优质栽培和品种选育提供理论和实践依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与栽培概况

试验于2010—2011年在扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室试验农场进行,试验地前茬为小麦,耕作层含有机质2.04%、有效氮105.1 mg kg<sup>-1</sup>、速效磷30.7 mg kg<sup>-1</sup>、速效钾87.2 mg kg<sup>-1</sup>。供试品种为日本晴(标记为A0)及以其为亲本的5个不同蛋白质含量的水稻株系(分别标记为A2、A4、A9、A11、A19,以下统一称为株系)。各株系由香港中文大学通过农杆菌介导法将控制籽粒蛋白质合成的基因(SA1、SA2)转入稻株而获得。采用露地湿润育秧,5月10至12日播种,6月8至10日移栽,株行距为20 cm×20 cm,双本栽培。

### 1.2 处理设置

采取裂区设计,氮肥水平为主区,水稻株系为裂区(小区)。设置4种氮肥水平,即全生育期不施氮肥、全生育期施氮90 kg hm<sup>-2</sup>、全生育期施氮180 kg hm<sup>-2</sup>和全生育期施氮270 kg hm<sup>-2</sup>,所施氮肥依据含氮率折合成尿素按基肥 分蘖肥 穗肥为5 1 4比例施用。小区面积4 m×5 m=20 m<sup>2</sup>,随机区组排列,重复3次。小区间筑田埂,用塑料膜包裹。

移栽前各小区施过磷酸钙(含P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 12.0%) 300 kg hm<sup>-2</sup>和氯化钾(含K<sub>2</sub>O 60%) 200 kg hm<sup>-2</sup>。水分管理等按常规高产栽培模式,全生育期严格控制病虫害。

### 1.3 测定项目及方法

1.3.1 茎蘖动态 每个小区定点10穴,于移栽后每10 d一次观察茎蘖消长动态。

1.3.2 地上部干物质重 分别于分蘖中期、穗分

化期、抽穗期和成熟期,考察每个小区100穴植株的分蘖数,按照平均茎蘖数取10穴植株,分解为绿叶、枯叶、茎鞘和穗,并用烘箱(70℃)烘干称重。

1.3.3 叶绿素含量 抽穗至成熟期每6 d一次用叶绿素仪(SPAD)测定剑叶的叶绿素含量,以SPAD读数直接表示叶绿素含量。各小区每次测定10张叶片,每片叶片测定上、中、下部3点,取平均值。

1.3.4 光合速率 分别于抽穗期、灌浆中期和成熟期,采用美国LI-COR公司生产的LI-6400便携式光合测定仪测定剑叶的光合速率。叶室CO<sub>2</sub>浓度为380 μmol mol<sup>-1</sup>,使用红蓝光源,光量子通量密度(PFD)为1400 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,温度28~30℃,各处理(株系)重复测定6张叶片。

1.3.5 茎鞘中非结构性碳水化合物含量(NSC, non-structural carbohydrates) 于抽穗后每5 d一次取单茎,采用Yoshida方法<sup>[18]</sup>测定茎鞘中贮存的碳水化合物(淀粉及可溶性总糖)含量,每处理重复3次。并按下列公式计算NSC表观运转量。

抽穗至抽穗后15 d NSC表观运转量=抽穗期茎鞘 NSC 含量×抽穗期茎鞘干重-抽穗后15 d 茎鞘 NSC 含量×抽穗后15 d 茎鞘干重;

抽穗至成熟期 NSC表观运转量=抽穗期茎鞘 NSC 含量×抽穗期茎鞘干重-成熟期茎鞘 NSC 含量×成熟期茎鞘干重。

1.3.6 考种与计产 成熟期各处理取2个5穴用于考种,测定每穗粒数、结实率和千粒重。实收5 m<sup>2</sup>用于计产。

### 1.4 数据分析

用SAS软件统计分析数据,用SigmaPlot 10.0绘图。对产量及产量构成因素的年度、处理及株系间的交互效应进行方差分析,各指标年度间差异不显著,年度与处理及年度与株系间的交互效应不显著(表1)。因此,文中所列产量结果为两年的平均值,茎蘖动态、干物质重和茎鞘中非结构性碳水化合物含量为2011年数据。

## 2 结果与分析

### 2.1 籽粒蛋白质含量

在相同施氮量条件下,供试材料日本晴(A0)及以其为亲本通过转基因方式获得的5个株系(A2、A4、A9、A11、A19)的籽粒蛋白质含量均表现为A2最低,A19最高,中间依次为A0、A4、A9、A11。随着施氮量的增加,籽粒蛋白质含量均有不同程度增加(表2)。

表 1 转基因水稻株系产量及构成因素的方差分析  
Table 1 Analysis of variance of *F*-values of grain yield and its components

变异来源 Source of variation	自由度 <i>df</i>	蛋白质含量 Protein content	产量 Yield	穗数 No. of panicles	每穗粒数 Spikelets per panicle	结实率 Filled grain rate	千粒重 1000-grain weight
年度 Year (Y)	1	0.01	23.54	3.21	0.12	16.34	0.02
氮肥 Nitrogen (N)	3	179.12**	3127.46**	902.23**	529.49**	39.38**	4.84*
年度×氮肥 Y×N	3	0.15	1.00	1.17	3.43	4.26	0.04
株系 Strain (S)	5	11.72**	28.24**	0.30	0.30	43.87**	0.24
年度×株系 Y×S	5	0.30	1.63	1.44	1.30	0.78	0.07
氮肥×株系 N×S	15	0.39	0.48	3.44**	0.39	0.40	0.15
年度×氮肥×株系 Y×N×S	15	0.24	1.10	2.33**	1.48	0.50	0.12

\*, \*\*分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。\*, \*\* Significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

表 2 不同氮肥水平下籽粒蛋白质含量  
Table 2 Protein content in grain under different nitrogen levels (%)

株系 Strain	氮肥水平 Nitrogen level			
	0 kg hm <sup>-2</sup>	90 kg hm <sup>-2</sup>	180 kg hm <sup>-2</sup>	270 kg hm <sup>-2</sup>
A0 (亲本, parents)	8.07 cd	8.33 c	9.30 cd	11.10 cd
A2	7.93 d	8.03 d	9.13 d	10.93 d
A4	8.23 bc	8.43 c	9.53 c	11.30 c
A9	8.27 bc	8.53 bc	9.80 b	11.67 b
A11	8.40 ab	8.73 ab	9.97 ab	11.83 ab
A19	8.60 a	8.83 a	10.17 a	12.03 a

相同施氮量内比较, 标以不同字母的值在 0.05 水平上差异显著。

Values within the same N rate followed by different letters are significantly different at the 0.05 probability level.

2.2 产量及其构成因素

相同施氮水平条件下, 各株系产量存在显著差异, 均表现为 A2 产量最高, A19 产量最低, 中间依次为 A0、A4、A9、A11; 各株系间单位面积穗数、每穗粒数和千粒重不存在显著差异, 结实率在株系间的变化趋势与产量一致。随着施氮量的增加, 各株系产量均显著增加, 主要表现为穗数和每穗粒数的显著增加; 各株系的结实率和千粒重随着施氮量的增加而略有下降(表 3)。

2.3 茎蘖动态

相同施氮水平条件下, 各株系的茎蘖动态变化趋势一致, 均为移栽 10 d 后开始快速增加, 在移栽后 30 d 左右达峰值, 之后逐渐下降至移栽后 60 d 左右趋于平缓。随着施氮量增加, 相同时期内各株系的茎蘖数均显著增大, 且表现为蛋白质含量高的水稻株系的最大茎蘖数大于蛋白质含量低的水稻株系。各施氮量条件下均表现为蛋白质含量高的水稻株系峰值相对较大, 但各株系最终茎蘖数差异不显著(图 1)。

2.4 干物质积累

2.4.1 各时期水稻干物质积累 相同施氮水平下, 各株系分蘖中期和孕穗期干物质重不存在显著差异, 抽穗期和成熟期的干物质重与产量的变化趋势一致, 均表现为 A2 最高, A19 最低, 中间依次为 A0、A4、A9、A11。随着施氮量的增加, 各生育期的干物质重均显著增大(图 2)。

2.4.2 生育后期各器官干物质分配 从表 4 可以看出, 相同施氮量条件下, 各株系间成熟期茎鞘干重占总干重的百分比差异显著, 表现为 A2 最低, A19 最高; 各株系间成熟期叶干重占总干重的百分比与茎鞘干重所占比例呈相反的变化趋势, A2 最高, A19 最低, 中间依次为 A0、A4、A9、A11; 成熟期穗干重占总干重比例不存在株系间显著差异。茎蘖成穗率在株系间的变化趋势与成熟期叶干重占总干重比例的变化趋势一致。随着施氮量的增加, 成熟期叶片干重所占比例上升, 茎鞘及穗干重所占比例下降, 茎蘖成穗率亦下降。

表 3 产量及其构成因素

Table 3 Grain yield and its components

施氮量 N rate (kg hm <sup>-2</sup> )	株系 Strain	穗数 No. of panicles (×10 <sup>4</sup> hm <sup>-2</sup> )	每穗粒数 Spikelets per panicle	结实率 Filled grain rate (%)	千粒重 1000-grain weight (g)	产量 Yield (kg hm <sup>-2</sup> )
0	A0	191.0 ab	94.9 a	89.8 ab	26.9 a	4360.8 a
	A2	197.0 a	94.0 a	92.5 a	26.6 a	4545.0 a
	A4	186.6 ab	94.1 a	87.9 b	26.5 a	4077.6 ab
	A9	194.9 ab	93.4 a	84.4 c	26.5 a	4046.2 ab
	A11	182.9 b	96.3 a	81.7 cd	26.7 a	3826.2 b
	A19	186.6 b	92.4 a	80.4 d	26.4 a	3663.7 b
	平均 Mean	189.8	94.2	86.1	26.6	4086.6
90	A0	225.8 a	105.0 a	87.5 b	25.9 bc	5351.1 ab
	A2	226.9 a	103.4 a	90.5 a	26.4 ab	5580.4 a
	A4	217.6 a	104.6 a	86.9 b	26.0 abc	5136.2 bc
	A9	215.7 a	105.5 a	84.8 b	26.5 a	5107.3 bc
	A11	219.7 a	105.3 a	81.9 c	25.9 bc	4892.4 c
	A19	221.9 a	104.8 a	78.4 d	25.8 c	4695.4 c
	平均 Mean	221.2	104.8	85.0	26.1	5127.1
180	A0	288.4 ab	116.1 a	86.8 ab	25.7 a	7472.4 a
	A2	277.3 b	118.5 a	89.3 a	25.5 a	7481.3 a
	A4	295.4 a	115.6 a	84.5 bc	25.6 a	7361.5 a
	A9	287.7 ab	117.0 a	83.5 c	25.5 a	7141.6 ab
	A11	287.4 ab	116.3 a	80.5 d	25.6 a	6859.2 bc
	A19	276.9 ab	115.5 a	77.7 d	25.6 a	6427.7 c
	平均 Mean	287.7	116.5	83.7	25.6	7123.9
270	A0	312.6 a	120.4 a	84.0 b	25.6 a	8083.1 ab
	A2	321.8 a	118.1 a	87.2 a	25.5 ab	8408.9 a
	A4	326.0 a	118.0 a	82.0 bc	25.1 ab	7903.5 bc
	A9	319.4 a	117.7 a	81.0 cd	25.6 a	7764.5 bcd
	A11	329.1 a	115.5 a	78.9 de	25.1 ab	7525.2 cd
	A19	326.9 a	116.7 a	77.4 e	25.0 b	7350.6 d
	平均 Mean	322.6	117.7	81.8	25.3	7839.3

相同施氮量内比较，标以不同字母的值在 0.05 水平上差异显著。

Values within the same N rate followed by different letters are significantly different at the 0.05 probability level.

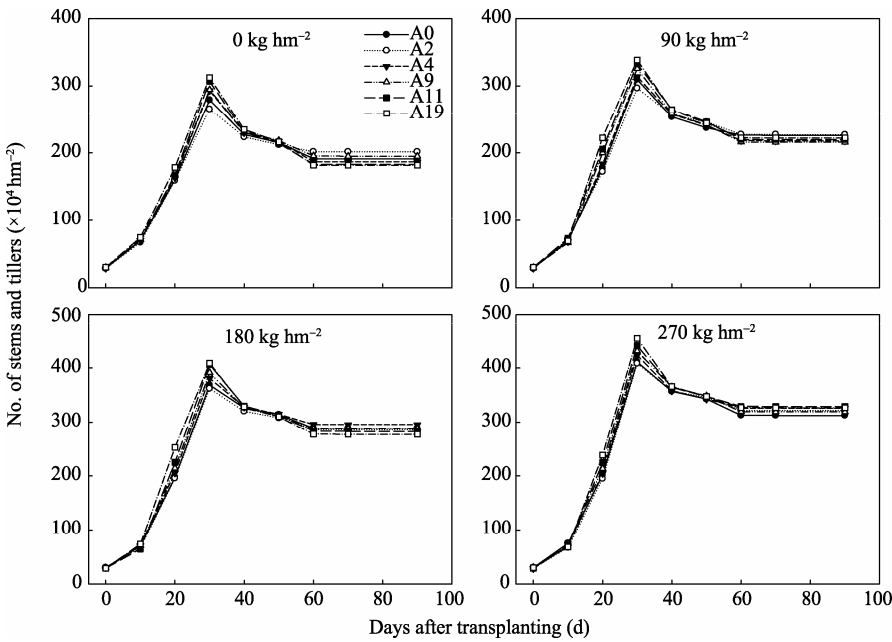


图 1 移栽后水稻茎蘖动态

Fig. 1 Dynamic changes of stems and tillers after transplanting

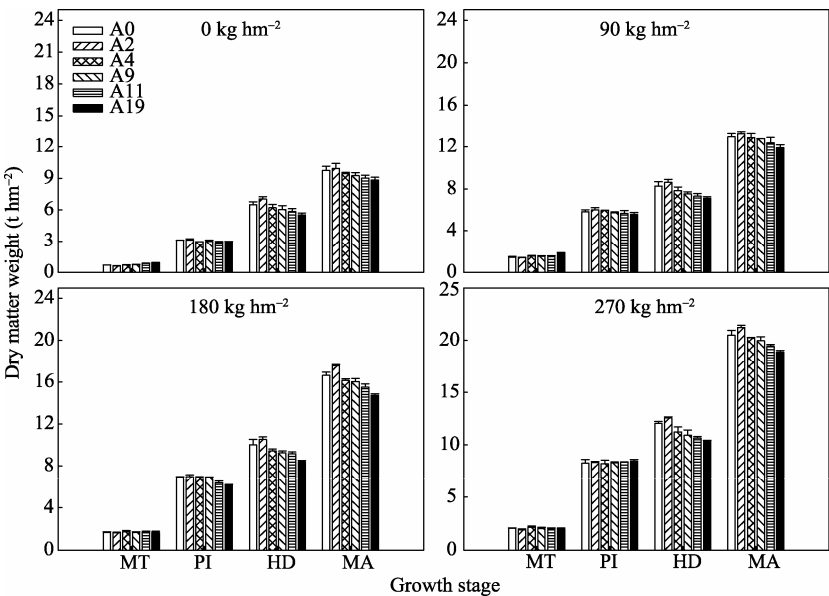


图 2 不同生育期水稻干物质重

Fig. 2 Dry matter weight during different growth periods in rice

MT: 分蘖中期; PI: 穗分化始期; HD: 抽穗期; MA: 成熟期。

MT: mid-tillering stage; PI: panicle initiation; HD: heading stage; MA: maturity stage.

表 4 成熟期茎、叶、穗干重占总干重比例及茎蘖成穗率

Table 4 Dry matter distribution ratio at mature stage and productive tillers rate (%)

施氮量 N rate (kg hm <sup>-2</sup> )	株系 Strain	茎鞘 Stem	叶 Leaf	穗 Panicle	茎蘖成穗率 Productive tillers rate
0	A0	30.2 cd	14.9 a	55.0 ab	80.0 ab
	A2	29.4 d	15.1 a	55.5 a	82.2 a
	A4	31.3 c	14.5 ab	54.3 ab	78.1 b
	A9	33.5 b	13.6 b	53.0 b	77.6 bc
	A11	34.7 ab	12.5 c	52.9 b	75.0 c
	A19	35.3 a	11.3 d	53.4 ab	71.9 d
	平均 Mean	32.4	13.7	53.9	77.5
90	A0	30.3 cd	16.4 a	53.2 a	78.0 a
	A2	29.5 d	16.8 a	53.8 a	79.2 a
	A4	31.8 bc	15.4 b	52.8 a	74.0 b
	A9	33.3 ab	14.8 bc	51.9 a	74.0 b
	A11	33.2 ab	14.0 c	52.8 a	72.5 b
	A19	34.6 a	13.9 c	51.5 a	70.8 bc
	平均 Mean	32.1	15.2	52.7	74.7
180	A0	30.9 bc	17.2 ab	51.9 a	76.1 ab
	A2	30.0 c	18.0 a	52.0 a	78.8 a
	A4	31.7 abc	16.7 bc	51.6 a	75.9 ab
	A9	32.0 ab	16.6 bc	51.5 a	73.5 b
	A11	32.6 ab	15.7 c	51.7 a	69.5 c
	A19	33.4 a	14.1 d	52.5 a	68.0 c
	平均 Mean	31.8	16.4	51.9	73.6
270	A0	31.5 abc	17.5 ab	51.1 a	74.2 ab
	A2	29.8 c	18.2 a	52.0 a	76.9 a
	A4	30.8 bc	17.2 ab	52.0 a	73.5 b
	A9	31.3 bc	16.8 b	51.9 a	72.4 b
	A11	31.8 ab	16.7 b	51.5 a	68.4 c
	A19	33.0 a	15.7 c	51.3 a	67.4 c
	平均 Mean	31.4	17.0	51.6	72.1

相同施氮量内比较, 标以不同字母的值在 0.05 水平上差异显著。  
Values within the same N rate followed by different letters are significantly different at the 0.05 probability level.

2.5 茎鞘中非结构性碳水化合物(NSC)的积累

抽穗期单茎茎鞘中 NSC 含量最高, 抽穗后 15 d 含量最低, 至成熟期含量略有增大(表 5)。相同施氮条件下, 抽穗期单茎茎鞘中 NSC 的积累量表现为蛋白质含量低的水稻株系大于蛋白质含量高的水稻株系; 而抽穗后 15 d 及成熟期单茎茎鞘中 NSC 的积累量无明显变化规律; 抽穗后 5~15 d 及抽穗后 5 d 至成熟期 NSC 的表观转运量与抽穗期单茎茎鞘中 NSC 积累量表现出相同的变化规律; 随着施氮量的

增加, 抽穗后单茎茎鞘中 NSC 的积累量、抽穗至抽穗后 15 d 及抽穗至成熟期 NSC 的表观转运量均呈下降趋势(表 5)。花后茎秆中 NSC 转运量的高低可能是引起结实率差异的重要原因。

2.6 剑叶叶绿素含量及光合速率变化

2.6.1 叶绿素含量(SPAD) 由图 3 可以看出, 相同施氮量条件下, 抽穗期各株系剑叶叶绿素含量不存在显著差异, 且抽穗后剑叶叶绿素含量(SPAD)变化趋势一致, 均表现为抽穗后 5 d 略有升高, 之后逐

表 5 茎鞘中非结构性碳水化合物(NSC)的积累及转运  
Table 5 Accumulation and translocation of the non-structural carbohydrate in the stem and sheath (mg)

施氮量 N rate (kg hm <sup>-2</sup> )	株系 Strain	单茎茎鞘 NSC 积累量			抽穗至抽穗后 15 d	抽穗至成熟 NSC
		NSC accumulation in single stem and sheath			NSC 表观转运量	表观转运量
		抽穗期 HD	抽穗后 15 d 15 d after HD	成熟期 MA	Apparent output of NSC from HD to 15 d after HD	Apparent output of NSC from HD to MA
0	A0	350.4 ab	44.9 a	94.2 bc	305.6 ab	256.3 b
	A2	366.1 a	41.8 ab	87.1 cd	324.3 a	279.0 a
	A4	333.7 bc	42.8 ab	97.0 ab	290.9 b	236.7 b
	A9	313.8 c	45.3 a	101.9 a	268.4 c	211.8 c
	A11	293.0 d	39.3 bc	85.8 d	253.7 cd	207.2 c
	A19	271.5 e	36.9 c	80.3 d	234.7 d	191.2 c
	平均 Mean	321.4	41.8	91.1	279.6	230.4
90	A0	343.6 a	37.0 a	85.9 a	306.6 a	257.8 a
	A2	352.1 a	34.4 abc	85.8 a	317.7 a	266.4 a
	A4	316.9 b	34.9 ab	83.2 a	282.0 b	233.7 b
	A9	299.2 b	36.9 a	89.0 a	262.4 b	210.2 c
	A11	269.4 c	32.4 bc	65.5 b	237.0 c	203.9 c
	A19	247.8 d	30.6 c	71.1 b	217.3 c	176.8 d
	平均 Mean	304.9	34.4	80.1	270.5	224.8
180	A0	320.6 a	33.5 a	80.6 a	286.7 a	240.5 a
	A2	326.5 a	36.4 a	83.9 a	291.5 a	245.8 a
	A4	296.6 b	32.9 ab	80.0 a	263.7 b	217.4 b
	A9	273.8 c	32.9 ab	79.2 a	240.4 c	189.9 c
	A11	240.7 d	29.5 bc	67.8 b	213.7 d	178.0 c
	A19	222.7 d	27.0 c	62.8 b	194.7 d	154.9 d
	平均 Mean	280.2	32.0	75.7	248.5	204.4
270	A0	265.9 b	33.7 ab	67.7 bc	234.2 b	198.3 ab
	A2	293.1 a	36.4 a	77.3 a	262.1 a	215.8 a
	A4	245.7 c	31.8 b	62.0cd	209.3 c	183.7 b
	A9	228.1 c	31.0 bc	74.3 ab	194.4 c	153.8 c
	A11	191.9 d	27.3 cd	57.4 d	164.6 d	134.6 cd
	A19	185.7 d	26.0 d	67.2 bc	159.7 d	118.5 d
	平均 Mean	235.1	31.0	67.6	204.1	167.5

相同施氮量内比较, 标以不同字母的值在 0.05 水平上差异显著。HD: 抽穗期; MA: 成熟期。  
Values within the same N rate followed by different letters are significantly different at the 0.05 probability level.  
HD: heading stage; MA: maturity stage.

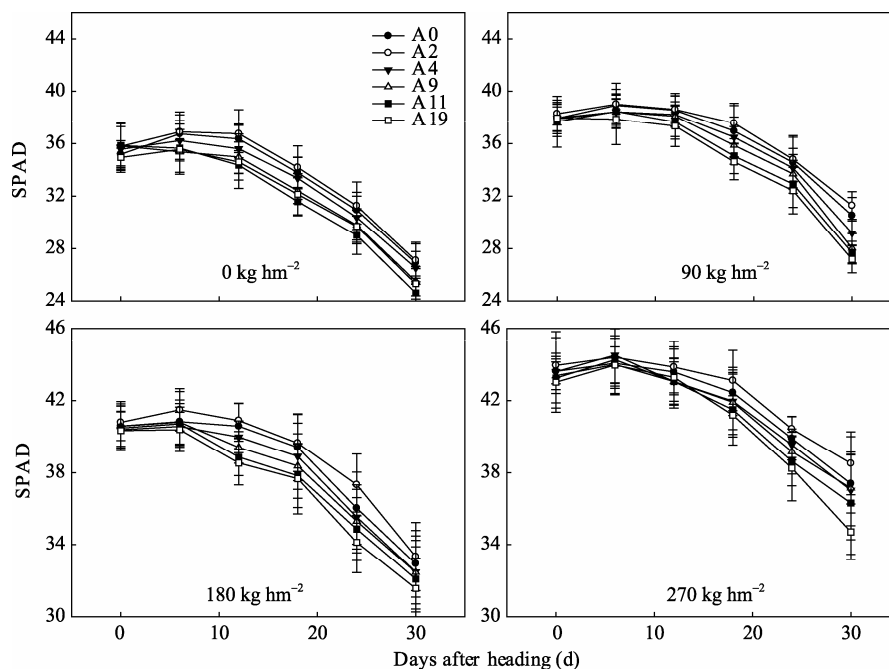


图 3 抽穗后剑叶叶绿素含量(SPAD)变化

Fig. 3 Changes of chlorophyll content (SPAD) in flag leaves after heading

渐降低;蛋白质含量高的水稻株系 SPAD 值下降相对较快,逐渐表现为蛋白质含量高的水稻株系 SPAD 值低于蛋白质含量低的水稻株系;随着施氮量的增加,各时期水稻剑叶叶绿素含量均逐渐增大。

2.6.2 光合速率 由图 4 可以看出,相同施氮量条件下,抽穗期、灌浆中期和成熟期均表现为 A2 剑

叶光合速率最高, A19 最低,中间依次为 A0、A4、A9、A11,即蛋白质含量高的水稻株系抽穗后剑叶光合速率低于蛋白质含量低的水稻株系,各施氮量条件下,变化趋势一致,均为抽穗期最高,之后逐渐降低;随着施氮量的增加,各时期剑叶光合速率均显著增大。

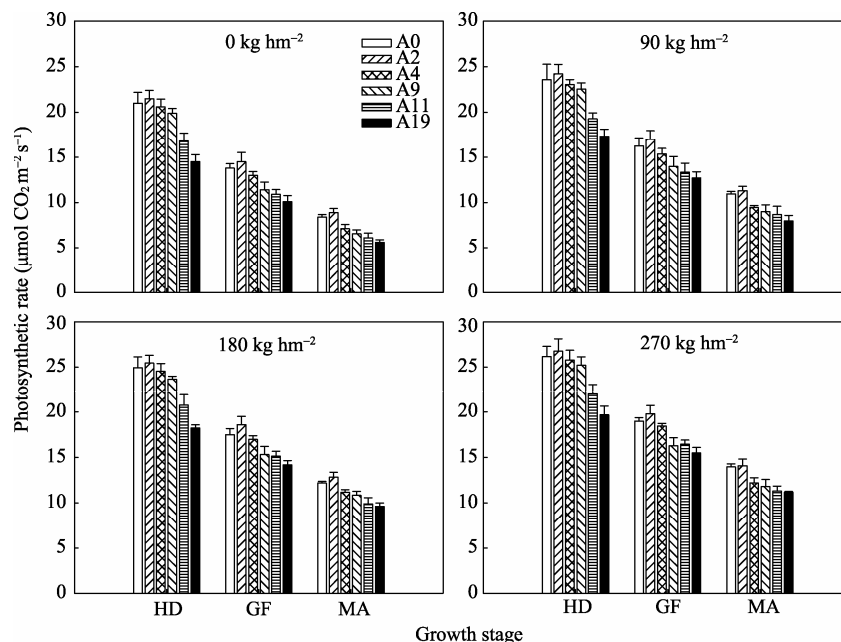


图 4 抽穗后剑叶光合速率变化

Fig. 4 Changes of photosynthetic rate of flag leaves after heading

HD: 抽穗期; GF: 灌浆期; MA: 成熟期。HD: heading stage; GF: grain filling stage; MA: maturity stage.

2.7 主要生育期叶片含氮率

由表 6 可以看出,相同施氮量条件下,分蘖中期、穗分化期及抽穗期各水稻株系叶片中的含氮率均表现为蛋白质含量高的水稻株系高于蛋白质含量低的水稻株系,成熟期则表现为籽粒蛋白质含量高的水稻株系叶片中的含氮率低于籽粒蛋白质含量低的水稻株系,与成熟期剑叶光合速率的变化趋势一

致;不同施氮量条件下,各时期各株系水稻叶片的含氮率均随着施氮量的增加而增大。

2.8 产量及其构成因素与籽粒蛋白质含量的相关

相关分析表明(表 7),在各施氮量条件下,结实率、产量与籽粒蛋白质含量均呈极显著负相关。单位面积穗数、每穗粒数和千粒重与蛋白质含量相关不显著。

表 6 主要生育期水稻叶片含氮率的变化  
Table 6 Changes of N content in leaves at different growth stages in rice (%)

施氮量 N rate (kg hm <sup>-2</sup> )	株系 Strain	分蘖中期 Mid-tillering	穗分化期 Panicle initiation	抽穗期 Heading	成熟期 Maturity
0	A0	4.13 bc	2.89 c	2.29 c	1.35 a
	A2	4.05 c	2.87 c	2.22 c	1.39 a
	A4	4.16 bc	3.09 b	2.38 c	1.34 a
	A9	4.24 ab	3.30 a	2.60 b	1.30 ab
	A11	4.26 ab	3.34 a	2.83 a	1.22 b
	A19	4.40 a	3.43 a	2.89 a	1.07 c
	平均 Mean	4.21	3.15	2.54	1.28
90	A0	4.28 c	3.06 c	2.34 c	1.47 a
	A2	4.26 c	3.06 c	2.27 c	1.50a
	A4	4.41 bc	3.31 b	2.43 c	1.43 ab
	A9	4.41 bc	3.54 a	2.68 b	1.42 ab
	A11	4.49 ab	3.55 a	2.77 b	1.38 ab
	A19	4.63 a	3.61 a	2.98 a	1.32 b
	平均 Mean	4.41	3.36	2.58	1.42
180	A0	4.38 c	3.22 c	2.83 c	1.78 ab
	A2	4.36 c	3.13 c	2.80 c	1.79 a
	A4	4.40 bc	3.51 b	2.97 bc	1.70 abc
	A9	4.55 ab	3.78 a	3.15 ab	1.66 bc
	A11	4.58 a	3.79 a	3.18 a	1.60 c
	A19	4.64 a	3.84 a	3.24 a	1.58 c
	平均 Mean	4.49	3.55	3.03	1.69
270	A0	4.54 c	3.41 c	3.12 b	1.88 a
	A2	4.53 c	3.28 c	2.84 c	1.89 a
	A4	4.59 bc	3.71 b	3.20 ab	1.83 ab
	A9	4.70 ab	3.81 ab	3.21 ab	1.79 ab
	A11	4.75 a	3.87 ab	3.36 a	1.78 ab
	A19	4.86 a	3.99 a	3.37 a	1.72 b
	平均 Mean	4.66	3.68	3.18	1.82

相同施氮量内比较,标以不同字母的值在 0.05 水平上差异显著。  
Values within the same N rate followed by different letters are significantly different at the 0.05 probability level.

表 7 产量及其构成因素与籽粒蛋白质含量的相关分析  
Table 7 Correlations of yield and its component with protein content in grains

施氮量 N rate (kg hm <sup>-2</sup> )	产量 Yield (kg hm <sup>-2</sup> )	穗数 No. of panicles (×10 <sup>4</sup> hm <sup>-2</sup> )	每穗粒数 Spikelets per panicle	结实率 Filled grain rate (%)	千粒重 1000-grain weight (g)
0	-0.993**	-0.726	-0.206	-0.966**	-0.423
90	-0.985**	-0.539	0.736	-0.970**	-0.523
180	-0.931**	0.017	-0.571	-0.982**	-0.214
270	-0.975**	0.592	-0.745	-0.969**	-0.610
平均 Mean	-0.991**	-0.600	-0.684	-0.996**	-0.717

\*, \*\* 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。\*, \*\* Significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.



### 3 讨论

水稻产量由单位面积穗数、每穗粒数、结实率和粒重4个因素构成<sup>[17]</sup>。单位面积穗数是产量构成中形成最早、最活跃的因素,也是其后各因素形成的基础<sup>[17]</sup>。本研究结果表明,相同施氮水平下,移栽后不同蛋白质含量转基因水稻株系茎蘖动态变化和单株有效茎蘖数均不存在显著差异;最大茎蘖数表现为蛋白质含量高的水稻株系大于蛋白质含量低的水稻株系,最终茎蘖成穗率表现为蛋白质含量高的水稻株系低于蛋白质含量低的水稻株系。表明在相同施氮量条件下,不同蛋白质含量转基因水稻株系虽然对茎蘖发生动态有所影响,但对最终形成的单位面积穗数并无明显影响。水稻籽粒产量来自抽穗前的贮藏碳水化合物和抽穗后的光合产物两部分<sup>[19]</sup>。在相同施氮量条件下,分蘖期和孕穗期各水稻株系地上部积累的干物质质量差异不显著;抽穗期及成熟期各水稻株系地上部积累的干物质质量和抽穗前茎鞘中积累的NSC含量差异均显著,表现为蛋白质含量低的水稻株系显著大于蛋白质含量高的水稻株系,这也许是由于蛋白质含量高的水稻株系叶片中氮代谢酶类活性强,加强了植株氮代谢能力,从而削弱了其碳代谢能力<sup>[20-21]</sup>;灌浆结实期茎鞘物质向籽粒的运转表现为蛋白质含量低的株系运转率高于蛋白质含量高的株系。蛋白质含量高的水稻株系,抽穗前茎鞘贮藏的非结构性碳水化合物含量低,灌浆结实期叶片衰老速度快,茎鞘中非结构性碳水化合物转运量低,这可能是导致结实率产生株系间差异并进一步导致产量下降的重要原因。

有研究指出,抽穗后水稻籽粒灌浆所需营养物质的60%~80%来自叶片的光合作用,叶片的光合能力与干物质生产密切相关<sup>[22]</sup>,叶片的衰老直接影响水稻高产潜力的发挥及破坏合理灌浆动态的形成<sup>[23-24]</sup>。水稻叶片内蛋白水解酶活性与蛋白质的降解密切相关。抽穗后叶片中的蛋白质水解为游离氨基酸被运往籽粒,用于合成新的蛋白质<sup>[25]</sup>。本研究结果表明,相同施氮量条件下,籽粒蛋白质含量高的水稻株系,叶片中的氮代谢酶类活性强,生育前期叶片中积累的氮浓度高;抽穗后剑叶中蛋白水解酶活性强(资料未列出),抽穗后剑叶叶绿素含量和光合速率均表现为蛋白质含量高的水稻株系低于蛋白质含量低的水稻株系,生育后期叶干重所占比例也是前者低于后者,说明蛋白质含量高的水稻株系

生育后期叶片衰老相对较快,不利于后期群体光合物质的积累。由此可见,籽粒蛋白质含量高的水稻株系有较高的蛋白水解酶活性,加速了叶片氮含量的降低,进而加速了水稻生育后期叶片的衰老进程,这与前人研究结果一致<sup>[25]</sup>。灌浆结实期叶片衰老加速,导致后期叶片光合速率降低,干物质生产能力下降。综上所述,抽穗期及抽穗后群体干物质积累量低,抽穗至成熟期茎鞘物质转运率低是造成蛋白质含量高的水稻株系结实率相对较低的重要原因。

本研究表明,籽粒蛋白质含量对水稻结实率有明显影响,并进而影响水稻产量,但对蛋白质含量影响水稻结实率的生理原因以及如何通过栽培措施进行调控,尚值得进一步深入研究。本研究分析了水稻转基因株系籽粒蛋白质含量与籽粒充实的关系。这些转基因株系间结实率和粒重的差异,主要是由转入SA1和SA2基因造成的,这样分析的优点是可以消除其他因素的干扰。但水稻株系的产量随籽粒蛋白质含量(百分含量)的增加而降低,籽粒蛋白质的总量(籽粒产量×籽粒蛋白质含量)却不一定随籽粒蛋白质含量的增加而降低。选育受精籽粒粒重无明显差异且蛋白质含量差异较大的水稻株系作为研究材料,其结果可能会更具代表性。

### 4 结论

不同蛋白质含量转基因水稻株系间产量存在显著差异,主要表现为结实率差异显著。氮肥对产量的调控主要是通过提高单位面积穗数和每穗粒数实现。籽粒蛋白质含量高的水稻株系抽穗前干物质积累少,抽穗后叶片功能期相对较短,光合速率低,灌浆结实期茎秆中的干物质和非结构性碳水化合物向籽粒转运率低,这些可能是其结实率降低的重要原因。

### References

- [1] FAO. Statistical Databases. Rome: Food and Agriculture Organization (FAO) of United Nations, 2011
- [2] Juliano B O, ed. Rice Chemistry and Technology, 2nd edn. Minnesota USA: American Association of Cereal Chemists Inc, 1985. pp 1-174
- [3] Jiao A-X(焦爱霞), Yang C-R(杨昌仁), Cao G-L(曹桂兰), Li D-H(李点浩), Guo J-C(郭建春), Jin Z-H(金钟焕), Jin H-L(金弘烈), Li G-X(李圭星), Han L-Z(韩龙植). Progress in genetic research on protein content of rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2008, 41(1): 1-8 (in Chinese with English abstract)
- [4] Yu H-L(于洪兰), Wang B-L(王伯伦), Wang S(王术), Tong W(佟

- 伟), Wang Y(王一), Huang Y-C(黄元财), Jiang W-C(蒋文春). Comparison of relationships between yield and eating quality in different types of rice varieties. *Crops* (作物杂志), 2009, (1): 46-49 (in Chinese with English abstract)
- [5] Wang Q-J(王秋菊), Li M-X(李明贤), Chi L-Y(迟立勇), Zhao H-L(赵宏亮), Jiang H(姜辉). Effect of control irrigation on rice yield and quality. *J Northeast Agric Univ* (东北农业大学学报), 2009, 40(10): 5-8 (in Chinese with English abstract)
- [6] Borah R C, Baruah A M. Effect of light stress on chlorophyll, starch, protein content and grain yield in rice. *India J Plant Physiol*, 1995, 38: 320-321
- [7] He X-L(何小玲), Zuo Q-F(左清凡), Zhang X(张夏). Analyses on protein content of grain for different rice varieties. *Chin Agric Sci Bull* (中国农学通报), 2006, 22(8): 144-147 (in Chinese with English abstract)
- [8] Jenner C F, Ugalde T D, Aspinall D. The physiology of starch and protein deposition in the endosperm of wheat. *Aust J Physiol*, 1990, 18: 211-226
- [9] Xie G-X(谢桂先), Rong X-M(荣湘民), Liu Q(刘强), Peng J-W(彭建伟), Zhu H-M(朱红梅), Yu F-M(于方明). Effects of different combined fertilization on yield and protein contents of rice grain. *J Hunan Agric Univ* (Nat Sci)(湖南农业大学学报·自然科学版), 2004, 30(5): 405-410 (in Chinese with English abstract)
- [10] Weng J-F(翁建峰), Wan X-Y(万向元), Wu X-J(吴秀菊), Wang H-L(王海莲), Zhai H-Q(翟虎渠), Wan J-M(万建民). Stable expression of QTL for AC and PC of milled rice (*Oryza sativa* L.) using a CSSL population. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(1): 14-19 (in Chinese with English abstract)
- [11] Zhang X-M(张雪明). The correlation between protein content and yield of rice grain and rice straw. *Seed* (种子), 1988, (4): 65 (in Chinese)
- [12] Liu L-J(刘立军), Wang Z-Q(王志琴), Sang D-Z(桑大志), Yang J-C(杨建昌). Effect of nitrogen management on rice yield and grain quality. *J Yangzhou Univ* (Nat Sci) (扬州大学学报·农业与生命科学版), 2002, 23(3): 46-50 (in Chinese with English abstract)
- [13] Zhou P-N(周培南), Feng W-Z(冯惟珠), Xu N-X(许乃霞), Zhang Y-J(张亚洁), Su Z-F(苏祖芳). Effects of nitrogen and density on yield and grain quality of rice. *Jiangsu Agric Res* (江苏农业研究), 2001, 22(1): 27-31 (in Chinese with English abstract)
- [14] Zhou J-M(周江明), Zhao L(赵琳), Dong Y-Y(董越勇), Xu J(徐进), Bian W-Y(边武英), Mao Y-C(毛杨仓), Zhang X-F(章秀福). Nitrogen and transplanting density interaction on the rice yield and N use rate. *Plant Nutr Fert Sci* (植物营养与肥科学报), 2010, 16(2): 274-281 (in Chinese with English abstract)
- [15] Borrell A K, Garside A L, Fukai S, Reid D J. Grain quality of flooded rice is affected by season, nitrogen rate and plant type. *Aust J Agric Res*, 1999, 50: 1399-1408
- [16] Xie L-H(谢黎虹), Ye D-C(叶定池), Hu P-S(胡培松), Chen N(陈能), Tang S-Q(唐绍清), Luo J(罗炬), Jiao A-X(焦爱霞). Effects of nitrogen fertilizer application rate and management strategy on grain yield and quality of rice variety "Yongyou 6". *Plant Nutr Fert Sci* (植物营养与肥科学报), 2011, 17(4): 789-794 (in Chinese with English abstract)
- [17] Yang W-Y(杨文钰), Tu N-M(屠乃美). Crop Cultivation Science (作物栽培学各论). Beijing: China Agriculture Press, 2003. pp 19-28 (in Chinese)
- [18] Yoshida S, Forno D, Cock J, Gomez K. Determination of sugar and starch in plant tissue. In: Yoshida S ed. Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice. The International Rice Research Institute, Philippines, 1976. pp 46-49
- [19] Ling Q-H(凌启鸿). The Quality of Crop Population (作物群体质量). Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2000. pp 44-58 (in Chinese)
- [20] Miao X-J(缪小建). Study on Non-structural Carbohydrates Translocation Characteristic and Yield and Quality Formation in Rice. MS Thesis of Nanjing Agricultural University, 2008 (in Chinese with English abstract)
- [21] Chikov V, Bakirova G. Relationship between carbon and nitrogen metabolisms in photosynthesis. *Photosynthetica*, 1999, 37: 519-527
- [22] Gladun I V, Karpov E A. Distribution of assimilates from the flag leaf of rice during the reproductive period of development. *Russ J Plant Physiol*, 1993, 40: 215-219
- [23] Cao M-L(曹孟良). The genetic analysis of the premature senility of rice leaves. *Hunan J Agric Sci* (湖南农业科学), 2001, (1): 13-14 (in Chinese)
- [24] Ma X-L(马绪亮), Li H-S(李合松). Review of the mechanisms of hybrid rice early aging. *Hunan J Agric Sci* (湖南农业科学), 2007, (3): 59-61 (in Chinese)
- [25] Wang L(王亮), Zhu J-G(朱建国), Zhu C-W(朱春梧), Cao J-L(曹际玲), Wang M-N(王明娜), Zeng Q(曾青), Xie Z-B(谢祖彬), Liu G(刘钢). Relationship between decrease in nitrogen content and activities of key enzymes related to nitrogen metabolism in rice leaves under elevated CO<sub>2</sub> concentration. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2008, 2(5): 499-506 (in Chinese with English abstract)