

# 水稻茎鞘非结构性碳水化合物再分配及其在稳产和抗逆中的作用

潘俊峰<sup>1,2</sup> 李国辉<sup>2</sup> 崔克辉<sup>2,\*</sup>

(<sup>1</sup>广东省农业科学院 水稻研究所, 广州 510640; <sup>2</sup>华中农业大学 农业部长江中游作物生理生态与耕作重点实验室, 武汉 430070;

\* 通讯联系人, E-mail: cuikehui@mail.hzau.edu.cn)

## Re-partitioning of Non-structural Carbohydrates in Rice Stems and Their Roles in Yield Stability and Stress Tolerance

PAN Jun-feng<sup>1,2</sup>, LI Guo-hui<sup>2</sup>, CUI Ke-hui<sup>2,\*</sup>

(<sup>1</sup>Rice Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China; <sup>2</sup>Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming System for the Middle and Lower Reaches of the Yangtze River, Ministry of Agriculture, College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; \* Corresponding author, E-mail: cuikehui@mail.hzau.edu.cn)

PAN Junfeng, LI Guohui, CUI Kehui. Re-partitioning of non-structural carbohydrates in rice stems and their roles in yield stability and stress tolerance. *Chin J Rice Sci*, 2014, 28(4): 335–342.

**Abstract:** High and stable grain yield of rice under changeable environments is significant for meeting the increasing food demand due to the rapid population growth. When assimilates are insufficient due to lower photosynthetic capability during the grain filling stage or under abiotic stresses, non-structural carbohydrates (NSCs) stored in the rice stems (leaf sheath and culm) may be a source of carbohydrates for grain filling and relief of grain yield reduction. Considering the importance of NSCs, traits related to NSCs accumulation and re-partitioning are becoming a target for genetically improving grain yield and stress resistance in rice, and some attempts are made to regulate NSCs accumulation and re-partitioning by integrated crop management. We review effects of several factors on NSCs accumulation and re-partitioning, such as characteristics of source-flow-sink, nitrogen and water application, light density, ambient temperature, lodging resistance. On the other hand, we evaluate the regulation of NSCs accumulation and re-partitioning by optimization of nitrogen fertilizer application, irrigation and transplanting density. Additionally, roles of stem NSCs in increasing grain yield stability and stress resistance are discussed.

**Key words:** rice; stem; accumulation and re-partitioning of non-structural carbohydrates; yield stability; resistance to stresses

潘俊峰, 李国辉, 崔克辉. 水稻茎鞘非结构性碳水化合物再分配及其在稳产和抗逆中的作用. 中国水稻科学, 2014, 28(4): 335–342.

**摘要:** 为了满足人口增长对粮食的需求, 保持水稻高产稳产和适应多变的环境显得尤为重要。水稻茎鞘储藏的非结构性碳水化合物(NSCs)可以在灌浆期光合受阻、非生物逆境胁迫时为产量形成提供同化物, 从而缓解产量的降低。因此, 茎鞘NSCs积累转运性状是水稻产量形成和逆境抗性遗传改良的潜在目标性状, 调控茎鞘NSCs的积累与分配也成为水稻肥水管理的一个重要目的。综述了水稻源-库-流特征、氮肥、水分、光强、环境温度和水稻抗倒伏能力与茎鞘储藏NSCs积累与再分配的关系, 氮肥运筹、合理灌溉、栽插密度等栽培措施对茎鞘NSCs积累与再分配的调控。最后, 讨论了茎鞘NSCs在水稻高产稳产和抗逆性中的作用。

**关键词:** 水稻; 茎鞘; 非结构性碳水化合物积累与再分配; 产量稳定性; 抗逆性

**中图分类号:** Q945.78; S511.01

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1001-7216(2014)04-0335-08

杂种优势利用和株型改良是培育高产水稻品种的两个主要途径。从同化物分配角度看, 这两种途径均改良了作物“源-库-流”性状以及光合同化物在

植株内的分配<sup>[1]</sup>。第一次绿色革命后矮秆品种的推广和化肥的广泛应用, 使水稻和小麦单产以及总产快速增长, 这与半矮秆品种株高显著降低密切相

收稿日期: 2013-10-16; 修改稿收到日期: 2013-11-29。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31371548); 国家科技支撑计划资助项目(2013BAD07B10)。

关<sup>[2]</sup>。植株矮化减少了茎鞘发育对碳水化合物的需求,从而将更多的碳水化合物用于籽粒灌浆;高肥条件下矮秆品种耐肥抗倒性强也是产量提高的一个重要原因<sup>[2]</sup>。近年来,全球气候变化和非生物逆境等因素严重影响水稻产量及其稳定性<sup>[3]</sup>。提高水稻稳产性和抗逆能力受到越来越多栽培学家和育种家的关注。彭少兵等<sup>[4]</sup>指出增强品种对环境的适应能力是现阶段维持水稻高产稳产的关键。张启发<sup>[5]</sup>提出了“少施化肥、节水抗旱、少打农药、优质高产”即培育高产、抗逆、优质绿色超级稻的设想。Schmidhuber等<sup>[6]</sup>也指出,作物在缺水、高温、盐碱以及高湿寡照等环境中保持高产稳产的能力将成为下次绿色革命的焦点。可见,重视水稻稳产性和逆境抵抗能力的研究对未来粮食安全具有重要意义。

碳水化合物是植物光合作用的主要产物,按其存在形式可分为结构性碳水化合物和非结构性碳水化合物(NSCs)两种。前者(如木质素、纤维素)主要用于植物体的形态建成,后者(如淀粉、蔗糖、葡萄糖、果糖、果聚糖)则参与植株代谢过程和产量形成<sup>[7]</sup>。在水稻籽粒产量形成中,有70%的NSCs来自于抽穗后功能叶的光合产物,30%来自抽穗前贮藏于茎鞘中的NSCs<sup>[8,9]</sup>。前人研究表明,茎鞘NSCs作为临时储藏物质能够在籽粒灌浆期光合能力降低时为产量形成持续提供同化物,从而减缓逆境造成的产量损失<sup>[10-13]</sup>,并且茎鞘NSCs能够激发库活性以及促进籽粒灌浆<sup>[14,15]</sup>。Ainsworth等<sup>[16]</sup>指出,在未来气候变化的背景下,提高NSCs输出和再利用能力是实现作物高产的重要研究方向之一。由此可见,协调茎鞘NSCs的积累与再分配有可能为水稻高产稳产和增强抗逆能力提供新的途径。本文综述了水分、氮素、光强、环境温度、高产栽培措施等对水稻茎鞘NSCs转运的影响,茎鞘NSCs积累转运与抗倒伏的关系,以及茎鞘NSCs积累转运遗传基础研究现状,并对茎鞘NSCs的再分配在水稻高产稳产和提高抗逆中的作用进行了讨论。

## 1 影响水稻茎鞘NSCs转运的因素

### 1.1 水稻“源-库-流”性状与NSCs转运

不同源-库-流特征的水稻品种,抽穗前茎鞘中积累的NSCs量以及其转运存在显著差异<sup>[9,17]</sup>。叶片光合强度的增加或者库对同化产物需求的增加,即源/库比的增加会在一定程度上促进同化物的转运;然而,若源/库比过大,会导致NSCs积累相关基

因表达增强,造成同化物在源端积累,导致同化物运输的阻力增加<sup>[16,18]</sup>。反之,水稻库/源比大,则源器官活力强,有利于光合产物和储藏NSCs向籽粒转运<sup>[18]</sup>。对灌浆期小麦进行减库处理时发现,库容减少会导致小麦叶片光合作用受到严重阻碍,最终导致减产<sup>[19]</sup>。水稻穗颈节间作为“流”器官,是连接茎秆和穗部的唯一通道,在碳水化合物运输过程中起到重要作用。Pan等<sup>[9]</sup>发现,水稻穗颈节间小维管束数量对茎鞘中NSCs的转运具有显著的正向直接效应,在低氮条件下促进效应更为明显。有趣的是,在发育中的苹果萼片和葡萄心皮中发现,心皮小维管束内筛管分子与伴胞间胞间连丝密度和频度显著高于大维管束,通过小维管束的同化物共质体运输量明显高于大维管束<sup>[20,21]</sup>,在水稻中是否存在类似的规律,仍未见报道。总体上看,单方面地改变源、库的大小并不一定有利于同化物转运,协调的源-库-流关系才能提高同化物转运效率实现高产。在高产栽培生理中关于水稻“源”、“库”方面的研究已较多,关于“流”性状研究,尤其是水稻穗颈节间中大、小维管束及其面积与NSCs转运量、转运速率间的关系及其机理仍需要进一步研究。

### 1.2 水分供应与NSCs转运

通常认为,水分胁迫条件下水稻叶片气孔导度减小,开放时间变短,导致光合速率下降,影响同化物积累和产量形成。近来的研究发现,土壤轻度水分胁迫条件下(除移栽后一周、幼穗分化期和开花期保持田间水层外,其他生长阶段,土壤在15—20cm深度水势达到-10 kPa轻度胁迫时才进行灌溉),水稻抽穗期NSCs的积累量比传统农民习惯栽培方式增加55.4%,茎鞘NSCs表观转运率提高31.9%,茎鞘NSCs对籽粒产量的表观贡献率提高72.6%,导致粒重(提高10.8%)和结实率(提高4.2%)的增加<sup>[22]</sup>。轻度水分胁迫一方面可增强茎鞘 $\alpha$ -淀粉酶和蔗糖磷酸合成酶的活性,从而加快储藏淀粉的水解与蔗糖合成;另一方面促进正在发育籽粒中ABA合成从而加速灌浆进程,促进茎鞘积累NSCs向籽粒再分配<sup>[23,24]</sup>。因此,生产上通过对灌浆期水稻进行适度水分胁迫处理,可促进茎鞘贮藏同化物的再分配,提高籽粒充实率和产量<sup>[25]</sup>。Gupta等<sup>[26]</sup>研究发现,抗旱性较强的小麦花前茎鞘中积累的NSCs比敏感型品种高60%,花后NSCs表观转运量也显著高于干旱敏感品种。可见,在高产栽培中增加花前茎鞘NSCs的积累,有利于在干旱条件下水稻产

量的形成和稳定。

### 1.3 氮肥供应与 NSCs 转运

肖恕贤<sup>[27]</sup>等研究表明在高氮条件下水稻体内含氮量高,茎鞘贮存的淀粉就少,而在中、低氮时,植株含氮较低,茎鞘贮存的淀粉明显增多;在成熟期,高氮条件下茎鞘 NSCs 含量高达 17.2%,而低氮下仅为 5.8%。这一结果表明高氮不利于茎鞘 NSCs 的积累和再转运,导致茎鞘 NSCs 残留量增加和 NSCs 对产量表观贡献率下降。究其原因,一方面高氮处理导致库竞争(如促进分蘖的形成)或源限制(如叶面积指数过大使水稻叶片相互遮荫)等现象;另一方面,高氮条件下植株的呼吸消耗增加,同时较多的碳用于活跃的氮代谢,转化成很难再被释放的蛋白质或者氨基酸<sup>[28]</sup>。在低氮条件下,植株生长会受到明显抑制(如分蘖少和植株矮小),用于植株生长发育的同化物减少,部分同化物以 NSCs 的形式储藏在茎鞘韧皮部薄壁细胞中,从而能够维持蔗糖在源端(功能叶)与临时库端(茎鞘)的浓度梯度,有利于光合作用的持续进行;灌浆启动后 NSCs 再被转运至籽粒,从而补偿光合作用减弱造成的灌浆同化物积累不足<sup>[29]</sup>。在分子水平上,蛋白激酶 WPK4 (wheat protein kinase 4)是氮调控茎鞘碳代谢的上游正调控因子(调控蔗糖磷酸合成酶)。低氮条件下,水稻和小麦中 WPK4 基因表达显著上调,促进了淀粉的积累<sup>[29,30]</sup>。另有研究报道,低氮条件下叶鞘中 SBE4(淀粉分支酶 4)的表达量显著上升,也可能是促进叶鞘中淀粉积累增加的原因之一<sup>[31]</sup>。我们发现,在大田条件下低氮处理时,抽穗期茎鞘 NSCs 的积累量比常氮处理高 28%,转运量及其对籽粒产量的表观贡献也比常氮处理分别高 32%和 30%,结实率提高 4%。然而,过低的氮肥供应造成植株生物量和产量分别降低 10%和 13%<sup>[9]</sup>。因此,在实际生产中,协调氮供应、花前 NSCs 积累、花后功能叶光合作用与 NSCs 转运的关系,对实现水稻高产稳产具有重要的指导意义。

### 1.4 光强与 NSCs 转运

水稻籽粒灌浆期的光照强度能显著影响茎鞘 NSCs 的重新分配。光照亏缺常造成功能叶光合性能降低与同化物合成不足,而茎鞘 NSCs 向籽粒转运量会显著增加,从而满足水稻籽粒灌浆需求<sup>[32,33]</sup>。前人研究表明,小麦抽穗后 10d 至成熟期的遮阴处理显著促进叶片和茎鞘 NSCs 的再分配,转运的 NSCs 对产量的贡献约为 68%~78%<sup>[34]</sup>。

最近,Okamura 等也发现,在遮光条件下,水稻抽穗期茎鞘中高淀粉积累对维持结实率和稳定千粒重具有重要作用<sup>[12]</sup>。最新的研究表明,抽穗后一周内,遮光处理下植株茎鞘和籽粒中 *OsSUT1* 基因的表达明显上调,从而增加了茎鞘中 NSCs 的再转运和籽粒中 NSCs 的卸载<sup>[35]</sup>。在华南地区,早稻生育期内阴雨天气较多,开花前茎鞘中积累较多的 NSCs 势必对缓冲光照不足造成的产量损失具有重要作用。

### 1.5 环境温度与 NSCs 转运

一般认为环境温度的改变会影响植物体内同化物分配和产量形成,如夜间最低温度每升高 1℃,水稻产量损失 10%<sup>[36]</sup>。段骅等<sup>[37]</sup>观察到,与对照(28.5℃)相比,抽穗灌浆早期 37.5℃ 高温处理导致花粉可育性、结实率和产量显著降低,这与光合速率降低所导致的同化物供应减少密切相关。Talukder 等<sup>[13]</sup>研究结果表明,抽穗前茎鞘 NSCs 含量高和灌浆期 NSCs 再转运能力强的品种,在缓冲高温胁迫对籽粒灌浆的影响方面具有明显的优势。在灌浆期高温处理下,茎鞘和籽粒中 *OsSUT1* 基因的表达量明显高于温度敏感品种,从而激发茎鞘 NSCs 的动用和库端的卸载<sup>[38]</sup>;Morita 等<sup>[10]</sup>也发现,在灌浆结实期自然高温下,抽穗期茎鞘 NSCs 积累量与水稻产量形成密切相关,与结实率、成熟指数(结实率×粒重)均呈极显著正相关。另外,在灌浆期夜间高温(处理 28℃,对照 22℃)处理下,抗高温水稻品种能够增加茎鞘 NSCs 的转运,提高茎鞘 NSCs 对产量的贡献<sup>[39]</sup>。鉴于水稻茎鞘 NSCs 在高温胁迫下对产量形成的作用,已有学者建议通过选择茎鞘 NSCs 含量高的品种来减缓高温对籽粒灌浆的不利影响<sup>[13, 38]</sup>。

### 1.6 水稻抗倒伏与 NSCs 积累转运

水稻倒伏严重影响了产量。茎鞘 NSCs 的积累量与植株的抗倒伏能力关系密切。杨世民等<sup>[40]</sup>指出,水稻基部茎秆的折断弯矩与基部各伸长节间的 NSCs 含量呈正相关。此外,随着节间充实度(单位长度节间干重或单位体积节间干重)下降,即节间同化物积累减少,茎秆变得更加脆弱易折,抗倒伏能力下降<sup>[41]</sup>,表明增加茎鞘基部 NSCs 积累有利于增强水稻抗倒伏能力。Kashiwagi 等<sup>[42]</sup>利用遗传群体材料研究了水稻的抗倒伏能力,并在第 5 染色体上定位了一个与基部抗倒伏能力相关的 QTL 位点(*prl5*),该位点能够显著增加水稻茎鞘基部 40 cm

区段内 NSCs 含量,表明水稻抗倒伏能力与 NSCs 含量间存在遗传关联。另一方面,茎秆机械强度也是影响抗倒伏能力的重要因素,细胞壁主要成分的含量(如纤维素、半纤维素、木质素等)直接关系到细胞形状和茎秆机械强度<sup>[43]</sup>。Xue 等<sup>[44]</sup>发现,茎鞘中碳在结构性碳水化合物(纤维素、半纤维素、木质素等)和 NSCs 之间的分配比例决定了茎鞘 NSCs 含量。可见,水稻茎鞘 NSCs 的分配对植株抗倒伏能力具有重要影响。综上所述,协调抽穗前茎鞘 NSCs 的积累与机械强度(细胞壁物质含量)之间的关系和抽穗后茎鞘 NSCs 的转运和基部节间 NSCs 残留量间关系,以及运用栽培措施(氮肥施用、水分管理、移栽密度等)调控茎鞘 NSCs 积累与转运都是今后高产稳产栽培研究中值得关注的问题。

## 2 水稻茎鞘 NSCs 积累转运及其与产量形成关系的遗传分析

作物茎鞘 NSCs 积累和转运相关性状的遗传基础报道不多,目前相关遗传研究也主要集中在数量性状位点(QTL)的检测上。Nagata 等<sup>[45]</sup>在水稻中发现了 6 个与抽穗期茎鞘 NSCs 积累相关的 QTL。利用源于 Lemont/特青的重组自交系群体,检测到 3 个来自特青控制茎鞘 NSCs 含量的 QTL,分别位于第 1、9 和 12 染色体上,贡献率分别为 13%、7% 和 7%。检测到的 2 个 NSCs 转运率 QTL 均位于第 12 染色体上,贡献率分别为 8% 和 14%<sup>[46]</sup>。在正常施氮水平下,我们检测到 3 个控制抽穗期茎鞘 NSCs 积累的 QTL,共解释表型变异的 54%;检测到 2 个控制茎鞘 NSCs 表观转运率的 QTL,分布在第 5 和 11 染色体上,对表型的累计贡献率为 20%;检测到控制茎鞘 NSCs 表观转运量的 QTL 有 5 个,对表型的累计贡献率为 48%<sup>[47]</sup>。

从生理学上看,茎鞘 NSC 积累和转运对产量形成具有重要贡献。目前,人们通过 QTL 定位分析也表明 NSCs 积累转运与产量形成间具有紧密的遗传关联。虽然 Nagata 等<sup>[45]</sup>没有发现茎鞘 NSCs 相关性状与产量性状的共定位,然而其他的相关研究报道了对两者均有效应的 QTL 位点。李绍波等<sup>[46]</sup>在水稻中发现标记 RM277 附近的一个来自母本 Lemont 的 QTL 降低成熟期茎鞘 NSCs 含量,但该位点却提高了 NSCs 转运率、结实率和千粒重;位于 OSR20 附近来自父本特青的数量性状位点对 NSCs 转运率和结实率均有增效作用。小麦茎鞘 NSCs 积

累与转运相关的 QTL 位点与控制结实率、千粒重位点也存在共定位现象<sup>[48]</sup>。我们在水稻中发现,2 个均来自母本珍汕 97 的多效应位点,同时控制茎鞘 NSCs 表观转运量与千粒重<sup>[47]</sup>。Ishimaru<sup>[49]</sup>以近等基因系为材料定位到一个控制千粒重的 QTL (*tgw6*),包含 *tgw6* 位点的家系抽穗期地上部分能够积累更多的淀粉;他们也观察到 *tgw6*、*rg5* (结实率 QTL)能够显著增加水稻抽穗前茎鞘 NSCs 的积累,这表明花前茎鞘 NSCs 与千粒重、结实率等产量性状的形成存在着紧密关系<sup>[50]</sup>。最近发现, *TGW6* 是一个编码吡哆乙酰胺葡萄糖水解酶的基因,参与负调控水稻籽粒中细胞的分裂和籽粒伸长,沉默该基因能够显著增加水稻粒重与籽粒产量<sup>[51]</sup>。综上所述,控制茎鞘 NSCs 积累和转运的 QTL 与控制产量性状的 QTL 存在一因多效或基因连锁。此外,人们也发现了一些功能基因同时控制 NSCs 合成、积累和转运及产量形成。Wang 等<sup>[52]</sup>发现位于第 4 染色体上的 C513-RZ467 区间内基因 *GIF1* 编码一种细胞壁酸性转化酶,参与 NSCs 向籽粒的卸载,从而调控籽粒的灌浆、垩白和产量形成。可见,水稻产量和品质形成与茎鞘 NSCs 的再分配存在密切的遗传关联。目前关于茎鞘 NSCs 积累转运性状与产量及其构成因子间关系的遗传研究仍比较缺乏。

## 3 促进花前 NSCs 积累和花后再分配的栽培措施

### 3.1 优化氮肥运筹

过多或过少的氮肥用量对水稻光合、茎鞘 NSCs 的积累与再分配等都具有显著影响<sup>[9,27]</sup>。Fu 等<sup>[15]</sup>发现,总施氮量为 180 kg/hm<sup>2</sup> (纯氮)条件下,不同氮肥运筹对 NSCs 积累分配影响不同,其中,  $m_{\text{基肥}} : m_{\text{分蘖肥}} : m_{\text{颖花分化肥}} = 33 : 27 : 40$  的氮肥运筹措施增产效果最为明显,主要是因为这种氮肥运筹增加了水稻抽穗前茎鞘中 NSCs 的积累,提高了灌浆期间库活力,从而促进茎鞘 NSCs 向籽粒转运。另外,减少分蘖肥(氮肥)的施入量,而幼穗分化肥在水稻基部第 2 节间开始伸长时施入,能够有效抑制基部节间的伸长,同时增加基部节间 NSCs 积累,从而提高节间充实度和促进颖花分化,有利于植株抗倒伏能力的提高和高产<sup>[53]</sup>。可见,通过优化氮肥运筹能够协调抽穗前茎鞘中 NSCs 积累和后期转运实现高产。

### 3.2 水分优化管理

水分参与到作物生长发育和产量形成等各个过程,合理灌溉是水稻高产稳产的重要前提。近年来较多研究表明,在一些特定发育阶段适度缺水,不但不会导致作物减产,反而有助于光合产物向籽粒的分配,最终使水稻整个生育期总耗水量明显减少并提高产量<sup>[54]</sup>。目前,扬州大学杨建昌等<sup>[22-25]</sup>利用水稻全生育期轻干湿交替灌溉技术,产生一种轻度土壤干旱环境,促进后期水稻茎鞘 NSCs 的转运和籽粒灌浆,达到增产节水效果。然而,确定灌溉指标方面,仍缺乏成本低、简单易操作、便于大面积应用的检测装置。国际水稻研究所 IRRI 研制出“safe AWD”技术,采用一个简单的埋入土中的圆柱形管监测大田表层和耕作层的水位,当水位降到一定水平(如-15cm)时灌水。此法具有操作简单、稳定性好、便于农民使用等优点<sup>[55]</sup>。但是,该方法没有考虑到土壤类型,如粘土类型吸附水能力较强,而沙土则较弱,固定的水位并不能代表所有土壤类型上的水稻生长灌溉指标。因此,如何综合土壤类型、水位管特点、作物需水规律和 NSCs 转运规律等因素,开发一套简单易行的稻田水分管理装置,对稻田水分优化管理技术的大面积应用,实现节水、高产具有重要意义。

### 3.3 行株距配置

合理的栽插密度和行株距配置是实现水稻高产的重要栽培措施。闫川等<sup>[56]</sup>研究发现,中等行距配置(30.0 cm×13.3 cm)条件下,齐穗后 20d 时剑叶光合速率分别比宽行距(40.0 cm×10.0 cm)和窄行距(20.0 cm×20.0 cm)处理要高 4.0%~5.5%和 5.8%~8.0%。此外,他们也观察到中等行距下,齐穗期水稻茎基部 3 个节间充实度均大于宽行距和窄行距处理,平均增加 30%,齐穗后 20 d 节间干物质的转运量也平均增加 45%,并且基部第 2 节间大、小维管束的数量均显著增加,从而使基部节间的抗折力增加 20%<sup>[56]</sup>。由于品种特性、种植地域的光照条件等不同,对合理行株距配置的要求也不尽相同,若能建立一套模型,用于指导行株距配置和优化群体结构,将能提高水稻茎鞘 NSCs 对产量贡献的普遍适应性,有利于实现高产。

## 4 水稻茎鞘 NSCs 积累与再分配研究在高产稳产和抗逆中的应用

在不利条件下水稻光合能力下降和光合产物供

应不足时,茎鞘 NSCs 对减缓产量的下降有着重要意义<sup>[11]</sup>。目前,已定位了一些茎鞘 NSCs 积累和转运相关性状的 QTL 位点,也克隆到一些与高产稳产相关的功能基因<sup>[42,51,52]</sup>,发现了少数同时控制 NSCs 积累转运和产量性状的基因<sup>[51]</sup>。因此,通过遗传改良调控茎鞘 NSCs 积累和转运有可能为水稻高产稳产提供新途径。最近研究发现,利用茎鞘干质量作为茎鞘 NSCs 的替代指标,可用来快速估算茎鞘 NSCs 的含量<sup>[57]</sup>,或利用近红外反射光谱法也可测量茎鞘中糖的浓度<sup>[58]</sup>。这些新方法解决了传统测定中破坏性取样和测定过程费时等问题,为 NSCs 性状在传统育种实践和大量样品分析中的应用提供了技术支撑。

### 4.1 缩小产量差

长期以来,提高作物产量的理论与实践主要集中在两个方面:一是提高产量潜力;二是缩小产量潜力与实际产量的差距<sup>[59]</sup>。缩小或者消除区试单产和农民实际单产之间的差距,在现阶段对于保障粮食安全更为重要<sup>[59]</sup>。而出现产量差的主要原因可能是气候、环境、土壤、病虫害等因子限制了水稻光合同化物合成以及向籽粒的分配。充分利用茎鞘 NSCs 对产量形成的贡献,特别是不利生长环境下 NSCs 可以减缓产量下降,有利于缩小产量差。

目前,关于水稻产量库、叶源的相关研究较多,对茎源(茎鞘储藏 NSCs)、“流”性状的协同研究却重视不够<sup>[60]</sup>,甚至还未见水稻中关于茎鞘 NSCs 积累分配模型的报道<sup>[61]</sup>。因此,在今后的研究中,利用作物模型系统,从环境因子(温度、水分、光照等)、全生育期以及整株水平上去重点关注源-库-流的变化,建立水稻茎鞘 NSCs 分配的调控模型<sup>[62]</sup>,一方面可为挖掘产量潜力提供优化方案;另一方面也可为高产育种提供理论依据。

### 4.2 适应气候变化和抵御逆境

全球气候变化可能导致部分地区高温和干旱等恶劣天气频发,同时也导致部分区域雨水增加、光辐射明显减少<sup>[63]</sup>。干旱和高温等非生物胁迫是我国南方水稻生产的主要非生物逆境,常常导致水稻结实率降低而严重减产。在一些灌溉水较缺乏的区域,作物生育周期中要经历一定程度的干旱,尤其是在灌浆结实期。若茎鞘中 NSCs 积累较多,对增强作物抗旱能力,降低产量损失具有重要意义<sup>[11,26]</sup>。在自然高温条件下,植株茎鞘中积累较多的 NSCs 可缓解因光合速率下降造成的产量损失,保持水稻

高产稳产<sup>[10,13]</sup>。研究发现遮光或阴雨天气会促进水稻、小麦茎鞘中积累 NSCs 向穗部的转移<sup>[31,32]</sup>,并且水稻抽穗期茎鞘积累较多的 NSCs 对弱光条件下维持结实率和千粒重的稳定具有积极作用<sup>[12]</sup>。Newton 等<sup>[64]</sup>研究也认为,增加茎鞘 NSCs 的积累量是增加辐射利用效率的最有效途径之一。基于这些研究结果,育种家在进行抗逆品种筛选时,考虑花前茎鞘 NSCs 积累量这一选育指标,培育的水稻品种有可能更好地适应气候变化和抵御逆境。

### 4.3 抗逆育种

水稻茎鞘 NSCs 积累和再分配与产量形成一样,是一个复杂过程,受多个基因控制,同时两者存在密切的遗传联系<sup>[45-51]</sup>。通常在不同环境下,尤其是逆境条件下,NSCs 再分配对减缓产量下降的作用才表现出来<sup>[47,48]</sup>,所以深入研究营养胁迫(氮、磷、钾)、高温、低温、寡照、水分胁迫等逆境条件下的 NSCs 积累与再分配与产量形成的内在遗传机制,挖掘相关功能基因,对水稻高产和抗逆品种的选育具有重要的意义。

## 5 结束语

水稻茎鞘 NSCs 的积累和再分配在产量形成,尤其是在不良环境条件下减缓产量下降中起着重要作用。然而,在水稻花前 NSCs 积累与营养生长间的关系、花后 NSCs 转运与抗倒伏间的关系、花后功能叶片的光合特征与 NSCs 转运间的关系以及 NSCs 与产量形成的遗传机制等方面,目前相关研究还很少。协调这些关系也对作物生理学家、栽培学家和育种家进一步深入研究提出了挑战。基因组学、蛋白质组学、代谢组学、糖组学等新兴学科理论和研究方法为深入揭示 NSCs 积累和再分配、源-库-流三者内在关系的分子和生理基础提供了新的研究途径,也为水稻高产稳产和逆境抗性研究提供了新的研究方向。

### 参考文献:

- [1] Fischer R A, Edmeades G O. Breeding and cereal yield progress. *Crop Sci*, 2010, 50: S85-S98.
- [2] Evenson R E, Gollin D. Assessing the impact of the green revolution, 1960 to 2000. *Science*, 2003, 300(5620): 758-762.
- [3] 朱德峰,程式华,张玉屏,等. 全球水稻生产现状与制约因素分析. *中国农业科学*, 2010, 43(3): 474-479.
- [4] Peng S, Huang J, Cassman K G, et al. The importance of maintenance breeding: A case study of the first miracle rice variety-IR8. *Field Crops Res*, 2010, 119(2/3): 342-347.
- [5] Zhang Q. Strategies for developing green super rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(42): 16402-16409.
- [6] Schmidhuber J, Tubiello F N. Global food security under climate change. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(50): 19703-19708.
- [7] 潘庆民,韩兴国,白永飞,等. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展. *植物学通报*, 2002, 19(1): 30-38.
- [8] Cock J H, Yoshida S. Accumulation of <sup>14</sup>C-labelled carbohydrate before flowering and its subsequent redistribution and respiration in the rice plant. *Proc Crop Sci Soc Jpn*, 1972, 41: 226-234.
- [9] Pan J F, Cui K H, Wei D, et al. Relationships of non-structural carbohydrates accumulation and translocation with yield formation in rice recombinant inbred lines under two nitrogen levels. *Physiol Plant*, 2011, 141(4): 321-331.
- [10] Morita S, Nakano H. Nonstructural carbohydrate content in the stem at full heading contributes to high performance of ripening in heat-tolerant rice cultivar *Nikomaru*. *Crop Sci*, 2011, 51(2): 818-828.
- [11] Slewinski T L. Non-structural carbohydrate partitioning in grass stems: A target to increase yield stability, stress tolerance, and biofuel production. *J Exp Bot*, 2012, 63(13): 4647-4670.
- [12] Okamura M, Hirose T, Hashida Y, et al. Starch reduction in rice stems due to a lack of *OsAGPL1* or *OsAPL3* decreases grain yield under low irradiance during ripening and modifies plant architecture. *Funct Plant Biol*, 2013, 40(11): 1137-1146.
- [13] Talukder A, McDonald G K, Gill G S. Effect of short-term heat stress prior to flowering and at early grain set on the utilization of water-soluble carbohydrate by wheat genotypes. *Field Crops Res*, 2013, 147: 1-11.
- [14] 王志琴,杨建昌,朱庆森,等. 水稻抽穗期茎鞘中储存的可用性糖与籽粒充实的关系. *江苏农学院学报*, 1997, 18(4): 13-17.
- [15] Fu J, Huang Z, Wang Z, et al. Pre-anthesis nonstructural carbohydrate reserve in the stem enhances the sink strength of inferior spikelets during grain filling of rice. *Field Crops Res*, 2011, 123(2): 170-182.
- [16] Ainsworth E A, Bush D R. Carbohydrate export from the leaf: A highly regulated process and target to enhance photosynthesis and productivity. *Plant Physiol*, 2011, 155(1): 64-69.
- [17] Lafitte H R, Travis R L. Photosynthesis and assimilate partitioning in closely related lines of rice exhibiting different sink: source relationships. *Crop Sci*, 1984, 24(3): 447-452.
- [18] 肖应辉,陈立云,余铁桥,等. 亚种间杂交稻穗颈节间组织与物质运转关系的研究. *作物学报*, 2001, 27(3): 392-396.
- [19] Cruz-Aguado J A, Reyes F, Rodes R, et al. Effect of source-to-sink ratio on partitioning of dry matter and <sup>14</sup>C-photoassim-

- ilates in wheat during grain filling. *Ann Bot (Lond)*, 1993, 83 (6): 655-665.
- [20] Zhang L Y, Peng Y B, Sandrine P T, et al. Evidence for apoplastic phloem unloading in developing apple fruit. *Plant Physiol*, 2004, 135(1): 574-586.
- [21] Zhang X Y, Wang X L, Wang X F, et al. A shift of phloem unloading from symplasmic to apoplastic pathway is involved in developmental onset of ripening in grape berry. *Plant Physiol*, 2006, 142(1): 220-232.
- [22] Xue Y, Duan H, Liu L, et al. An improved crop management increases grain yield and nitrogen and water use efficiency in rice. *Crop Sci*, 2013(1): 53, 271-284.
- [23] Yang J, Zhang J, Wang Z Q, et al. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling. *Plant Physiol*, 2001, 127(1): 315-323.
- [24] Yang J, Zhang J, Wang Z Q, et al. Activities of starch hydrolytic enzymes and sucrose-phosphate synthase in the stems of rice subjected to water stress during grain filling. *J Exp Bot*, 2010, 52(364): 2169-2179.
- [25] Yang J, Zhang J. Grain-filling problem in 'super' rice. *J Exp Bot*, 2010, 61(1): 1-5.
- [26] Gupta A K, Kaur K, Kaur N. Stem reserve mobilization and sink activity in wheat under drought conditions. *Am J Plant Sci*, 2011, 2(1): 70-77.
- [27] 肖恕贤, 覃步生, 陈盛球, 等. 杂交早稻需肥特性和施肥技术研究. 作物学报, 1982, 8(1): 23-32.
- [28] Gebbing T, Schnyder H. Pre-anthesis reserve utilization for protein and carbohydrate synthesis in grains of wheat. *Plant Physiol*, 1999, 121(3): 871-878.
- [29] Ruuska S A, Lewis D C, Kennedy G, et al. Large-scale transcriptome analysis of the effects of nitrogen nutrition on accumulation of stem carbohydrate in reproductive-stage wheat. *Plant Mol Biol*, 2008, 66(1/2): 15-32.
- [30] Chen Q S, Yi K K, Huang G, et al. Cloning and expression pattern analysis of nitrogen-starvation-induced genes in rice. *Acta Bot Sin*, 2003, 45(8): 974-980.
- [31] Hirano T, Saito Y, Ushimaru H, Michiyama H. The effect of the amount of nitrogen fertilizer on starch metabolism in leaf sheath of Japonica and Indica rice varieties during the heading period. *Plant Prod Sci*, 2005, 8: 122-130.
- [32] Okawa S, Makino A, Mae T. Effect of irradiance on the partitioning of assimilated carbon during the early phase of grain filling in rice. *Ann Bot (Lond)*, 2003, 92(3): 357-364.
- [33] Yoshida S. Physiological aspects of grain yield. *Annu Rev Plant Physiol*, 1972, 23: 437-464.
- [34] Kiniry J R. Nonstructural carbohydrate utilization by wheat shaded during grain growth. *Agron J*, 1993, 85(4): 844-849.
- [35] Ishibashi Y, Okamura K, Miyazaki M, et al. Expression of rice sucrose transporter gene *OsSUT1* in sink and source organs shaded during grain filling may affect grain yield and quality. *Environ Exp Bot*, 2014, 97: 49-54.
- [36] Peng S, Huang J, Sheehy J E, et al. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(27): 9971-9975.
- [37] 段骅, 唐琪, 尉成欣, 等. 抽穗灌浆早期高温与干旱对不同水稻品种产量和品质的影响. 中国农业科学, 2012, 45(22): 4561-4573.
- [38] Miyazaki M, Araki M, Okamura K, et al. Assimilate translocation and expression of sucrose transporter, *OsSUT1*, contribute to high-performance ripening under heat stress in the heat-tolerant rice cultivar *Genkitsuksushi*. *J Plant Physiol*, 2013, 170(18): 1579-1584.
- [39] Shi W, Raveendran Muthurajan R, Rahman H, et al. Source-sink dynamics and proteomic reprogramming under elevated night temperature and their impact on rice yield and grain quality. *New Phytol*, 2013, 197(3): 825-837.
- [40] 杨世民, 谢力, 郑顺林, 等. 氮肥水平和栽培密度对杂交稻茎秆理化特性与抗倒伏性的影响. 作物学报, 2009, 35(1): 93-103.
- [41] 李国辉, 钟旭华, 田卡, 等. 施氮对水稻茎秆抗倒伏能力的影响及其形态和力学机理. 中国农业科学, 2013, 46(7): 1323-1334.
- [42] Kashiwagi T, Ishimaru K. Identification and functional analysis of a locus for improvement of lodging resistance in rice. *Plant Physiol*, 2004, 134(2): 676-683.
- [43] Arai-Sanoh Y, Ida M, Zhao R, et al. Genotypic variations in non-structural carbohydrate and cell-wall components of the stem in rice, sorghum, and sugar cane. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2011, 75(6): 1104-1112.
- [44] Xue G P, McIntyre C L, Jenkins C L D, et al. Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat. *Plant Physiol*, 2008, 146(2): 441-454.
- [45] Nagata K, Shimizu H, Terao T. Quantitative trait loci for nonstructural carbohydrate accumulation in leaf sheaths and culms of rice (*Oryza sativa* L.) and their effects on grain filling. *Breed Sci*, 2002, 52(4): 275-283.
- [46] 李绍波, 章志宏, 李绍清, 等. 直播水稻茎鞘非结构碳水化合物积累与转运的遗传剖析. 植物学报, 2010, 45(1): 29-35.
- [47] 潘俊峰. 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, 2010: 101-113.
- [48] Yang D L, Jing R L, Chang X P, et al. Identification of quantitative trait loci and environmental interactions for accumulation and remobilization of water-soluble carbohydrates in wheat (*Triticum Aestivum* L.) stems. *Genetics*, 2007, 176 (1): 571-584.
- [49] Ishimaru K. Identification of a locus increasing rice yield and physiological analysis of its function. *Plant Physiol*, 2003, 133(3): 1083-1090.
- [50] Ishimaru K, Kashiwagi T, Hirotsu N, et al. Identification and physiological analyses of a locus for rice yield potential across

- the genetic background. *J Exp Bot*, 2005, 56(420): 2745-2753.
- [51] Ishimaru K, Hirotsu N, Madoka Y, et al. Loss of function of the IAA-glucose hydrolase gene *TGW6* enhances rice grain weight and increases yield. *Nat Genet*, 2013, 45(6): 707-711.
- [52] Wang E T, W J J, Zhu X D, et al. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. *Nat Genet*, 2008, 40(11): 1370-1374.
- [53] 钟旭华, 黄农荣, 胡学应. 水稻三控施肥技术. 北京: 中国农业出版社, 2013: 19.
- [54] Yang J, Zhang J. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytol*, 2006, 169(2): 223-236.
- [55] Tuong T P, Bouman B A M, Lampayan R. A simply tool to effectively implement water saving alternate wetting and drying irrigation for rice. *ICID Newsl* 2009, 4: 5.
- [56] 闫川, 丁艳锋, 王强盛, 等. 行株距配置对水稻茎秆形态生理与群体生态的影响. 中国水稻科学, 2007, 21(5): 530-536.
- [57] Xue G P, McIntyre C L, Rattey A R, et al. Use of dry matter content as a rapid and low-cost estimate for ranking genotypic differences in water-soluble carbohydrate concentrations in the stem and leaf sheath of *Triticum aestivum*. *Crop Pasture Sci*, 2009, 60(1): 51-59.
- [58] Wang Z H, Liu X L, Li R Z, et al. Development of near-infrared reflectance spectroscopy models for quantitative determination of water soluble carbohydrate content in wheat stem and glume. *Anal Lett*, 2011, 44(15): 2478-2490.
- [59] 10000 个科学难题农业科学编委会. 10000 个科学难题: 农业科学卷. 北京: 科学出版社, 2011: 115-119.
- [60] Xing Y, Zhang Q. Genetic and molecular bases of rice yield. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 421-442.
- [61] Ishimaru K, Kosone M, Sasaki H, et al. Leaf contents differ depending on the position in a rice leaf sheath during sink-source transition. *Plant Physiol Biochem*, 2004, 42(11): 855-860.
- [62] 缪子梅, 俞双恩, 卢斌, 等. 基于结构方程模型的水稻“需水量-光合量-产量”关系研究. 农业工程学报, 2013, 29(6): 91-98.
- [63] Stanhill G, Cohen S. Global dimming: A review of the evidence for a widespread and significant reduction in global radiation with discussion of its probable causes and possible agricultural consequences. *Agric Forest Meteorol*, 2001, 107(4): 255-278.
- [64] Newton A C, Flavell A J, George T S, et al. Crops that feed the world 4. Barley: A resilient crop? Strengths and weaknesses in the context of food security. *Food Secur*, 2011, 3(2): 141-178.