

## 水稻籽粒中乙烯和 ACC 对土壤水分的反应及其与籽粒灌浆的关系

刘凯<sup>1</sup> 叶玉秀<sup>1,2</sup> 唐成<sup>1</sup> 王志琴<sup>1</sup> 杨建昌<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup>扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室,江苏扬州 225009; <sup>2</sup>淮阴工学院农业与食品工程系,江苏淮安 223001)

**摘要:**以武运梗 8 号(粳稻)和扬稻 6 号(籼稻)为材料,自抽穗后 9 d 至成熟期进行保持浅水层(WW)、土壤轻度落干(MD)和土壤水分严重亏缺(SD)3 种处理。观察在不同土壤水分条件下灌浆期籽粒中乙烯和 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)浓度的变化及其与籽粒灌浆的关系,并使用化学调控物质进行验证。结果表明,MD 显著提高籽粒灌浆速率和粒重,SD 明显降低籽粒灌浆速率和粒重。籽粒中乙烯释放速率和 ACC 浓度在 MD 中降低,在 SD 中增加。籽粒乙烯释放速率及根系伤流液中 ACC 浓度与籽粒中 ACC 浓度呈极显著的正相关。籽粒灌浆速率与乙烯释放速率呈极显著负相关。在花后 9~13 d 喷施乙烯合成的抑制物质氨基-乙氧基乙烯基甘氨酸(AVG),明显降低籽粒中 ACC 的浓度和乙烯的释放速率,显著提高了籽粒灌浆速率和粒重以及籽粒中的蔗糖合成酶(SuSase)、ADP 葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)和可溶性淀粉合成酶(SSSase)活性;喷施乙烯释放的促进物质乙烯利,结果则相反。表明结实期土壤轻度落干或适度干旱处理可以抑制水稻体内乙烯的产生,促进籽粒灌浆。

**关键词:**水稻;1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC);乙烯;籽粒灌浆;根系伤流液;土壤水分

## Responses of Ethylene and ACC in Rice Grains to Soil Moisture and Their Relation to Grain Filling

LIU Kai<sup>1</sup>, YE Yu-Xiu<sup>1,2</sup>, TANG Cheng<sup>1</sup>, WANG Zhi-Qin<sup>1</sup>, and YANG Jian-Chang<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup> Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu; <sup>2</sup> Department of Agricultural and Food Science, Huaiyin Institute of Technology, Huai' ai 223001, Jiangsu, China)

**Abstract:** The objectives of this study were to measure the concentrations of ethylene and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in rice grains and root bleeding sap during the grain filling period and the grain filling rate. Three treatments—well watered (WW), moderate soil-drying (MD), and severe water-deficit (SD) were conducted with two high lodging-resistant rice (*Oryza sativa* L.) cultivars grown in pot or tank from 9 d post-anthesis until maturity. The effects of chemical regulators on the concentrations of ethylene and ACC in the grains were also studied. The results indicated that MD significantly increased grain-filling rate and grain weight, whereas SD significantly reduced them. Concentrations of ethylene and ACC in the grains were very high at early grain-filling stage and sharply decreased during the linear period of grain growth. MD reduced ACC concentrations and ethylene evolution rate, whereas SD remarkably increased them. Both the ethylene evolution rate in rice grains and ACC concentrations in root-bleeding sap were significantly and positively correlated with ACC concentrations in grains. The ethylene evolution rate was significantly and inversely correlated with grain filling rate. Application of amino-ethoxyvinylglycine (AVG), an inhibitor of ethylene synthesis, at 9–13 d post-anthesis significantly reduced ACC concentrations and ethylene evolution rate of the grains, whereas significantly enhanced the activities of sucrose synthase, ADP glucose pyrophosphorylase, and soluble starch synthase, however, the results were reversed when ethephon (ethylene-releasing agent) was applied. The results suggest that a moderate water stress during the grain filling period of rice can inhibit the production of ethylene and ACC, and therefore accelerate grain filling and increase grain weight.

**Keywords:** Rice; 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC); Ethylene; Grain filling; Root-bleeding sap; Soil moisture

水稻等谷类作物在结实期遭受干旱胁迫,会使籽粒灌浆期缩短,粒重减轻,导致减产<sup>[1-3]</sup>。对于干

旱造成粒重减轻的生理机制,一些学者认为是植物体内激素平衡的改变<sup>[4-5]</sup>。乙烯被认为是植物对逆

基金项目:国家自然科学基金项目(30671225);国家科技攻关计划项目(2004BA520A12-5);江苏省自然科学基金项目(BK2006069)  
作者简介:刘凯(1979-),男,甘肃兰州人,博士研究生,从事作物生理的研究。

\* 通讯作者(Corresponding author):杨建昌。Tel: 0514-7979317; E-mail: jcyang@yzu.edu.cn

Received(收稿日期):2006-06-06; Accepted(接受日期):2006-10-09.

境作出响应的主要激素<sup>[6-7]</sup>。水分胁迫能引起1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)合成酶的增加,导致ACC的增加和乙烯的大量释放<sup>[8-9]</sup>。有研究报道,干旱可诱导乙烯过量释放并导致棉花花蕾败育和小麦粒重降低<sup>[7,10-11]</sup>。但也有不同的研究结论,Morgan等观察到,在干旱胁迫下,植物释放的乙烯不是增加,而是减少了<sup>[12-14]</sup>。近年来,Yang等和王维等研究表明,如果在水稻和小麦灌浆的中后期进行适度的土壤干旱(或土壤落干,Soil drying)处理,即植株的水分状况在第二天早晨得以恢复,光合作用不受到严重抑制,则这种适度的干旱可促进籽粒灌浆<sup>[15-19]</sup>。但有关适度干旱或土壤落干促进籽粒灌浆的生理基础,缺乏深入的研究。本试验观察不同土壤水分状况下水稻籽粒和伤流液中乙烯和ACC含量的变化及其与籽粒灌浆的关系,并用化学调控物质进行验证,以阐明水稻籽粒中乙烯对土壤水分的反应及其对籽粒灌浆的调控作用,进一步揭示水稻籽粒充实的机理。

## 1 材料与与方法

### 1.1 材料与栽培概况

试验于2003—2005年扬州大学农学院盆栽场进行。种植扬稻6号(籼稻)和武运粳8号(粳稻)于钵钵。每钵高30 cm,直径25 cm,容积为14.72 L,内装过筛砂壤土18 kg。盆栽土含有有机质2.42%、有效氮110 mg kg<sup>-1</sup>、速效磷34.6 mg kg<sup>-1</sup>、速效钾66.6 mg kg<sup>-1</sup>。5月8~10日播种,大田育秧,6月8~10日移栽。每盆3穴,双本栽。移栽前每盆施尿素2 g和磷酸二氢钾0.5 g。分别于移栽后7 d、穗分化始期(叶龄余数3.5)和破口期(10%植株抽穗)每盆施尿素0.5 g、1 g和0.8 g。自移栽至抽穗后9 d,钵钵内保持1~2 cm水层。

### 1.2 土壤水分处理设置

自抽穗后9 d至成熟,进行3种处理:(1)保持浅水层(土壤水势为0,WW);(2)适度干旱或土壤水分落干(土壤水势保持在-10~-30 kPa,简称MD);(3)重度水分亏缺(土壤水势保持在-40~-60 kPa,简称SD)。钵钵内安装真空表式负压计(中国科学院南京土壤研究所生产)监测土壤水分,塑料大棚挡雨。每天6:00~7:00、12:00~13:00、17:00~18:00时记录负压计读数,当读数达到设计值时,每盆浇水0.4 L(MD)和0.2 L(SD),每处理重复60盆。

### 1.3 取样与测定

#### 1.3.1 取样和籽粒灌浆测定

选择穗型大小基本一致的穗子500~600个,挂上纸牌,部分穗标记各颖花开花日期。自开花至收获每隔3 d,各处理取挂牌标记单穗20~30个,摘下所有籽粒并剔除病粒空粒,将籽粒分成2部分,一部分立即用于乙烯和ACC测定;另一部分置70℃烘箱烘干至恒重,用于籽粒灌浆生长分析。烘干的籽粒剥去颖壳后称重,参照朱庆森等方法用Richards方程进行拟合<sup>[20-21]</sup>。

$$W = A(1 + Be^{-kt})^{-1/N} \quad (1)$$

式中W为米粒重量(mg),A为最终米粒重,t为开花后的时间(d),B、k和N为方程参数。对方程(1)求导,得灌浆速率 $F(\text{mg grain}^{-1} \text{d}^{-1})$ 。

$$F = \frac{AkBe^{-kt}}{N(1 + Be^{-kt})^{(N+1)/N}} \quad (2)$$

从籽粒重量A的5%( $t_1$ )到95%( $t_2$ )定义为活跃灌浆期D(d),这段时间内米粒增加的重量除以灌浆时间为平均灌浆速率 $F_{\text{mean}}(\text{mg grain}^{-1} \text{d}^{-1})$ 。

1.3.2 根系伤流液的收集 与籽粒取样的相同日期,各处理取3穴,于下午6:00在各茎约离地面12 cm处剪去地上部分植株,将预先称重的脱脂棉球置于已知重量的玻璃管内放于留在田里茎的剪口处,盖上塑料薄膜,于第二天早上6:00取回带有伤流液的脱脂棉球和玻璃管,称重并挤出伤流液,用于测定ACC浓度。

1.3.3 叶片水势测定 分别于土壤水分处理的当天和处理后的5、9、14、18、23、27和31 d的早晨6:00和中午11:00,采用压力室法测定剑叶水势。叶片水势的测定日均选择晴天,每个处理每次测定6张重复。

1.3.4 乙烯和ACC的测定 参照Beltrano等方法<sup>[22]</sup>并作改进,25~30粒籽粒置两层潮湿滤纸间1 h,以去除籽粒摘下时所产生的乙烯的影响。然后避光置于已知体积的青霉素瓶中,橡皮塞密封。在室温下(27℃)避光放置24 h,用注射器从瓶中抽出1 mL气体注入HP5890型气相色谱仪测定乙烯浓度,色谱柱为Propark Q(0.3 cm×200 cm,50~80目),检测器为氢火焰检测器(FID)。进样口温度为140℃,柱温为80℃,检测器温度为200℃。以N<sub>2</sub>作为载气,以每分钟30 mL的速度进气,H<sub>2</sub>和空气作为FID的燃气,其进气速度分别为30 mL min<sup>-1</sup>和300 mL min<sup>-1</sup>。乙烯的释放速率用pmol g<sup>-1</sup>FW h<sup>-1</sup>表示。

籽粒和根系伤流液中的ACC浓度参照Cheng等

方法测定<sup>[23]</sup>。取 20 ~ 30 粒籽粒加液氮研磨。取 0.1 g 研磨好的粉样加 2 mL 95% 酒精 80℃ 水浴 15 min 后于 8 000 × g 下离心 15 min, 取出上清液, 重复以上步骤合并两次上清液。氮气吹干上清液后加 2 mL 蒸馏水, 2 mL 三氯甲烷脱色(伤流液测定时, 取 2 mL 伤流液直接加入三氯甲烷)。取 0.8 mL 上清液于相同体积青霉素瓶中, 加入 3.3 mmol L<sup>-1</sup> HgCl<sub>2</sub>, 用橡皮塞密封。用注射器注入 0.1 mL 5.5% NaClO 与饱和 NaOH 溶液的混合液 [2:1 (V/V)], 冰浴下振荡 5 min, 取 1 mL 气样测定乙烯, 根据乙烯释放量换算成 ACC。籽粒灌浆前、中、后 3 个时期由 ACC 转换成乙烯的比率分别为 (88.1 ± 4.5)%、(93.2 ± 5.8)% 和 (77.6 ± 4.6)%。ACC 浓度以 nmol g<sup>-1</sup> FW (籽粒) 或 nmol mL<sup>-1</sup> (伤流液) 表示。

#### 1.4 化学物质处理

供试品种为扬稻 6 号, 种植于 8 个土培池。每个池长 4.8 m, 宽 1.6 m, 高 0.3 m, 池内土壤含有机质 2.42%、有效氮 110 mg kg<sup>-1</sup>、速效磷 34.6 mg kg<sup>-1</sup>、速效钾 66.6 mg kg<sup>-1</sup>。5 月 10 ~ 11 日播种, 6 月 10 ~ 11 日移栽。株行距为 15 cm × 20 cm。移栽前施尿素 6 g m<sup>-2</sup>、过磷酸钙 3 g m<sup>-2</sup>、KCl 3 g m<sup>-2</sup>, 分别于分蘖期(栽后 7 d)、穗分化始期(叶龄余数 3.5)和破口期(10% 植株抽穗)施尿素 3 g m<sup>-2</sup>、5 g m<sup>-2</sup> 和 3 g m<sup>-2</sup>。移栽至抽穗后 9 d 池内保持水层。自抽穗后 9 d 至成熟, 进行保持浅水层(土壤水势为 0, WW)和重度水分亏缺(土壤水势保持 -40 ~ -60 kPa, SD)两种处理, 土壤水分控制方法同盆栽试验, 塑料大棚挡雨。从花后 9 d 开始, 对穗子分别喷施 50 × 10<sup>-3</sup> mol L<sup>-1</sup> 乙烯利(乙烯释放促进物质)、5 × 10<sup>-5</sup> mol L<sup>-1</sup> 氨基-乙氧基乙烯基甘氨酸(AVG, ACC 合成酶抑制物质, 进而抑制乙烯合成)。所有溶液含有 0.1% (V/V) 的乙醇和 0.01% (V/V) 的 Tween 20。以喷施仅含 0.1% 乙醇和 0.01% Tween 20 的蒸馏水溶液为对照, 每平方米喷 800 mL, 连续喷施 5 d。每处理面积为 2 m<sup>2</sup>, 重复 4 次。

分别于化控物质处理结束后的第 3 天(花后 16 d)和第 7 天(花后 20 d), 测定籽粒中 ACC 浓度和乙烯释放速率, 自开花至成熟每隔 6 d 测定籽粒重量并计算籽粒灌浆速率。于花后 16 d 和 20 d 分别测定籽粒中的蔗糖合成酶(SuSase)、ADP 葡萄糖蔗糖磷酸化酶(AGPase)和可溶性淀粉合成酶(SSSase)活性。蔗糖合成酶的测定采用 Ranwala 和 Miller 的方法<sup>[24]</sup>; AGPase 采用 Nakamura 等的方法<sup>[25]</sup>; 可溶性淀粉合

成酶分别采用 Schaffer 和 Petreikov 的方法<sup>[26]</sup>。

#### 1.5 数据处理

数据、表及文字处理采用 Office 2002 软件, 其中部分数据用 SAS (version 6.12; SAS Institute, Cary, NC, USA) 进行统计分析, 用 Sigmaplot 8.0 绘图。本试验经 2 年至 3 年的重复, 各年试验结果趋势基本一致。本文将各年相同观察测定内容合并, 取其平均数。

## 2 结果与分析

### 2.1 叶片水势

图 1 为水分处理后 35 d 内, 叶片水势的变化状况。各处理中午(11:30)的叶片水势都随灌浆进程而逐渐降低。两种水分胁迫处理都加速了叶片水势的下降; 相比较, MD 处理的叶片水势下降较少, SD 处理则较大幅度地降低了叶片的水势。早晨(6:00)的叶片水势, MD 和 WW 无显著差异, 表明 MD 处理植株的水分状况在夜间可以恢复正常; 但 SD 处理明显低于 WW 和 MD, 说明 SD 处理植株的水分状况在夜间不能恢复到正常状态(图 1)。两供试品种变化趋势一致。

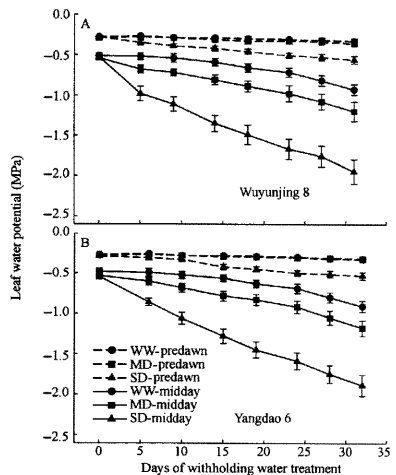


图 1 水稻叶片水势变化

Fig. 1 Changes of leaf water potentials of rice

WW: 供水充足; MD: 土壤轻度干旱;  
SD: 土壤水分亏缺。虚线表示早晨(6:00)的叶片水势, 实线表示中午(11:30)的叶片水势。戴帽竖线表示标准误。  
WW, MD, and SD represent well-watered, moderate water-stressed and severe water-stressed treatments, respectively.  
Measurements were made on the flag leaves at predawn (6:00, dashed lines) and midday (11:30, solid lines).

## 2.2 土壤水分对籽粒灌浆速率的影响

MD 提高了籽粒灌浆速率,缩短了灌浆期。但由于灌浆速率增加之得大于光合作用减少和灌浆期

缩短之失,使粒重明显较 WW 增加。SD 处理既明显降低了灌浆速率,又缩短了灌浆期,导致粒重显著下降(图 2)。

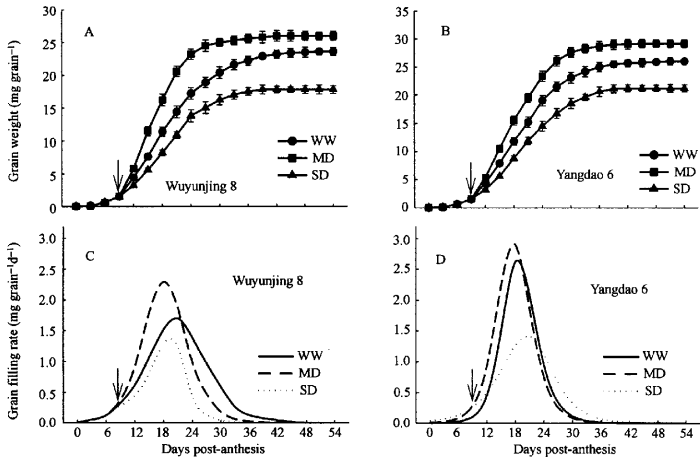


图 2 籽粒增量(A, B)与灌浆速率(C, D)变化  
Fig.2 Changes of grain weight (A, B) and grain filling rate (C, D) of rice

## 2.3 籽粒中乙烯和 ACC 浓度的变化及其与灌浆速率的关系

不同土壤水分状况下籽粒中乙烯的释放速率在

灌浆早期很高,随灌浆天数的增加而迅速降低(图 3-A, B)。与 WW 处理相比,同时期的籽粒乙烯释放速率以 MD 较低,SD 较高。籽粒中 ACC 浓度的变化

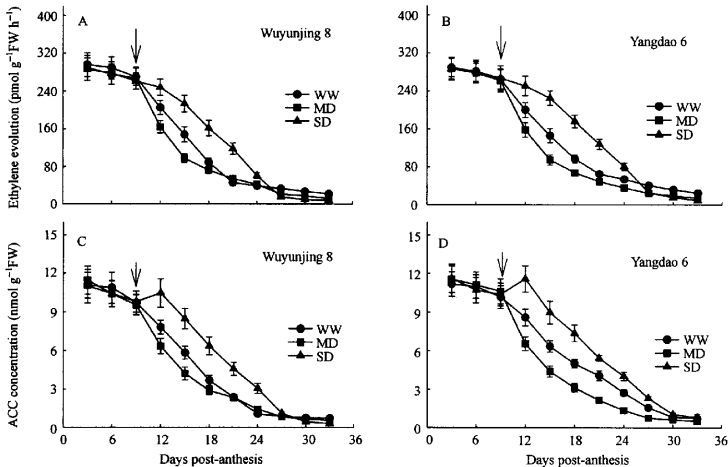


图 3 土壤水分对籽粒乙烯释放速率(A, B)和 ACC 浓度(C, D)变化的影响

Fig.3 Effect of water deficiencies on changes in ethylene evolution rate (A, B) and ACC concentrations (C, D) in the grains of rice

与乙烯释放速率的变化趋势一致(图 3-C, D)。MD 处理使籽粒中 ACC 浓度降低,SD 处理则使籽粒中 ACC 浓度增加。两品种表现一致。相关分析表明,籽粒中 ACC 浓度与乙烯释放速率呈极显著正相关( $r = 0.992^{**} \sim 0.996^{**}$ ,  $P < 0.01$ , 图 4)。表明在土

壤水分亏缺处理下,籽粒乙烯释放速率的增加与籽粒中 ACC 浓度的增加有密切关系。进一步相关分析表明,籽粒灌浆速率与籽粒乙烯释放速率呈极显著负相关( $r = -0.860^{**} \sim -0.700^{**}$ ,  $P < 0.01$ , 图 5)。表明乙烯对籽粒灌浆有抑制作用。

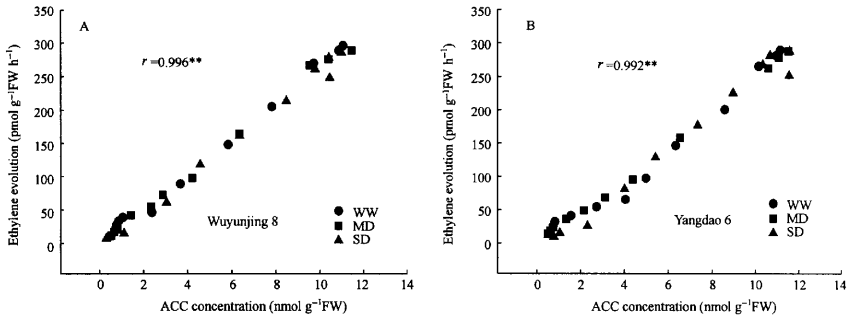


图 4 籽粒中 ACC 浓度与乙烯释放速率的关系  
Fig. 4 Relationships of ethylene evolution rate with ACC concentrations in the grains of rice

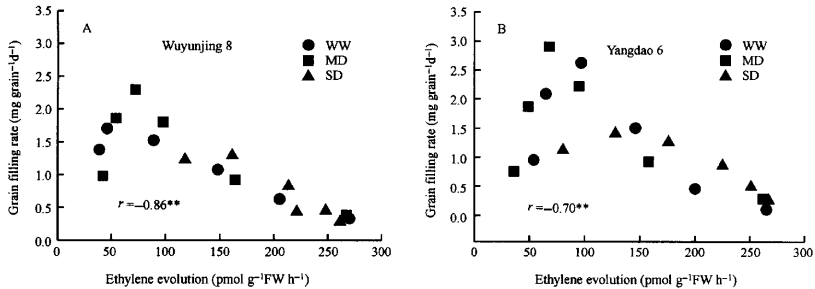


图 5 籽粒乙烯释放速率与灌浆速率的关系  
Fig. 5 Relationships of grain filling rate with ethylene evolution rate in the grains of rice

## 2.4 根系伤流液中 ACC 浓度的变化

不同土壤水分处理下根系伤流液中 ACC 浓度的变化与籽粒中 ACC 浓度的变化趋势一致,在灌浆早期根系伤流液中的 ACC 浓度较高,随籽粒灌浆天数的增加而迅速下降。MD 处理降低了根系伤流液中 ACC 浓度,SD 则使根系伤流液中 ACC 浓度增加(图 6)。相关分析表明,根系伤流液中 ACC 浓度与籽粒中 ACC 浓度呈极显著正相关( $r = 0.981^{**} \sim 0.983^{**}$ ,  $P < 0.01$ , 图略)。据此推测,在土壤水分亏缺处理下,籽粒中 ACC 浓度的增加与根系中 ACC 浓度的增加有密切关系。

## 2.5 化学调控物质对籽粒中乙烯释放和 ACC 浓度及籽粒灌浆的影响

### 2.5.1 对籽粒中乙烯释放和 ACC 浓度的影响

在花后 9~13 d 喷施乙烯合成的抑制物质 AVG,明显地降低了籽粒中 ACC 的浓度和乙烯的释放速率;喷施乙烯释放的促进物质乙烯利,结果则相反(表 1)。化学调控物质导致籽粒中乙烯释放和 ACC 生成的促进或抑制效应,对供水充足(WW)的植株大于对土壤水分亏缺(SD)的植株(表 1)。与未喷化控物质的对照相比,乙烯利喷施于 SD 植株后,对籽粒中乙烯的释放无明显影响。这可能是在土壤水分亏

缺条件下,籽粒的乙烯浓度较高,对外源植物生长调

节物质的敏感性降低所致。

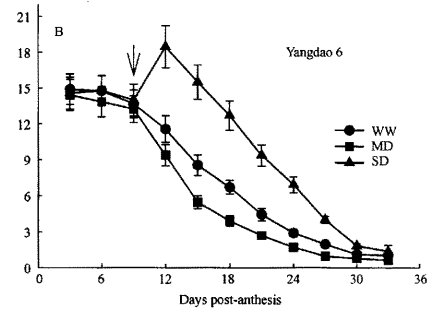
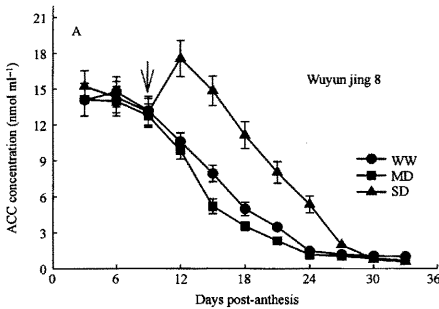


图6 根系伤流液中 ACC 浓度变化  
Fig.6 Changes of ACC concentrations in root-bleeding sap in rice

表1 化学调控物质对水稻籽粒中乙烯释放和 ACC 浓度的影响

Table 1 Effects of chemical regulators on ACC concentration and ethylene evolution rate in the grains of rice

处理 Treatment	花后 16 d 16 d post-anthesis		花后 20 d 20 d post-anthesis	
	ACC (nmol g <sup>-1</sup> FW)	乙烯 Ethylene (pmol g <sup>-1</sup> FW h <sup>-1</sup> )	ACC (nmol g <sup>-1</sup> FW)	乙烯 Ethylene (pmol g <sup>-1</sup> FW h <sup>-1</sup> )
保持水层 Well-watered				
对照 Control	5.53 b	146 b	2.59 b	78.6 b
50 × 10 <sup>-3</sup> mol L <sup>-1</sup> 乙烯利 Ethephone	8.57 a	212 a	6.42 a	153 a
5 × 10 <sup>-5</sup> mol L <sup>-1</sup> AVG	3.26 c	85.5 c	1.11 c	46.3 c
水分胁迫 Water-stressed				
对照 Control	8.98 a	229 a	5.49 a	129 a
50 × 10 <sup>-3</sup> mol L <sup>-1</sup> 乙烯利 Ethephone	10.3 a	246 a	6.15 a	137 a
5 × 10 <sup>-5</sup> mol L <sup>-1</sup> AVG	5.13 b	148 b	3.23 b	75.3 b

供试品种为扬稻 6 号; 同一土壤水分处理内比较, 标以不同字母的值在 0.05 水平上差异显著。

The test cultivar is Yangdao 6; Values followed by a different letter are significantly different at  $P = 0.05$  within a column and in the same soil moisture treatment.

### 2.5.2 对籽粒中淀粉合成关键酶活性的影响

不论在供水充足(WW)还是在土壤水分亏缺(SD)条件下,与对照(未喷化控物质)相比,喷施乙烯抑制剂 AVG 显著提高籽粒中蔗糖合成酶(SuSase)、ADP 葡

萄糖焦磷酸化酶(AGPase)和可溶性淀粉合成酶(SSSase)活性(表2)。对 WW 植株喷施乙烯利,结果与喷施 AVG 相反;SD 植株喷施乙烯利后,对籽粒中 SuSase、AGPase 和 SSSase 活性影响甚小(表2)。

表2 化学调控物质对籽粒中蔗糖合成酶(SuSase)、ADP 葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)和可溶性淀粉合成酶(SSSase)活性的影响

Table 2 Effects of chemical regulators on sucrose synthase (SuSase), adenine diphosphoglucose pyrophosphorylase (AGPase), and insoluble starch synthase (SSSase) in the grains of rice (Activities of Enzymes:  $\mu\text{mol grain}^{-1}\text{h}^{-1}$ )

处理 Treatment	花后 16 d 16 d post-anthesis			花后 20 d 20 d post-anthesis		
	SuSase	AGPase	SSSase	SuSase	AGPase	SSSase
保持水层 Well-watered						
对照 Control	2.34 b	1.12 b	0.12 b	3.12 b	1.46 b	0.17 b
50 × 10 <sup>-3</sup> mol L <sup>-1</sup> 乙烯利 Ethephone	1.17 c	0.69 c	0.06 c	1.78 c	0.84 c	0.09 c
5 × 10 <sup>-5</sup> mol L <sup>-1</sup> AVG	3.11 a	1.63 a	0.18 a	4.39 a	1.89 a	0.27 a
水分胁迫 Water-stressed						
对照 Control	1.72 b	0.78 b	0.08 b	1.43 b	0.67 b	0.06 b
50 × 10 <sup>-3</sup> mol L <sup>-1</sup> 乙烯利 Ethephone	1.67 b	0.73 b	0.07 b	1.39 b	0.61 b	0.05 b
5 × 10 <sup>-5</sup> mol L <sup>-1</sup> AVG	2.86 a	1.36 a	0.13 a	2.41 a	1.14 a	0.11 a

供试品种为扬稻 6 号; 同一土壤水分处理内比较, 标以不同字母的值在 0.05 水平上差异显著。

The test cultivar is Yangdao 6. Values followed by a different letter are significantly different at  $P = 0.05$  within a column and in the same soil moisture treatment.

比较表 1 和表 2 的结果可以发现,籽粒中 SuSase、AGPase 和 SSSase 活性增加或降低的同时乙烯释放速率减小或增加。表明乙烯对籽粒中淀粉合成关键酶活性起调控作用。

2.5.3 对籽粒灌浆速率和粒重的影响 无论在 WW 还是 SD 条件下,喷施乙烯合成抑制物质 AVG 均使籽粒灌浆速率增加,活跃灌浆期增长,粒重显著提高(与对照相比)。对 WW 植株喷施乙烯利,籽粒

灌浆速率减小,灌浆期缩短,粒重降低;对 SD 植株喷施乙烯利,籽粒灌浆速率、活跃灌浆期和粒重与对照差异不显著(表 3)。

综合表 1、2、3 的结果可以看出,化学调控物质处理后,灌浆速率和粒重的增加或减小,或籽粒中 SuSase、AGPase 和 SSSase 活性的增加或降低,与乙烯释放速率的降低或增加相对应。

表 3 化学调控物质对籽粒灌浆和粒重的影响

Table 3 Effects of chemical regulators on grain weight, active grain filling period, and grain filling rate of rice

处理 Treatment	籽粒重量 Grain weight (mg grain <sup>-1</sup> )			活跃灌浆期 Active grain filling period(d)	灌浆速率 Grain filling rate (mg grain <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )
	花后 16 d	花后 20 d	成熟期		
	16 d post-anthesis	20 d post-anthesis	Maturity		
保持水层 Well-watered					
对照 Control	7.45 b	13.4 b	25.2 b	26 b	0.88 b
50 × 10 <sup>-3</sup> mol L <sup>-1</sup> 乙烯利 Ethephone	4.65 c	9.75 c	18.8 c	20 c	0.85 c
5 × 10 <sup>-5</sup> mol L <sup>-1</sup> AVG	10.4 a	17.9 a	28.5 a	28 a	0.92 a
水分胁迫 Water-stressed					
对照 Control	5.69 b	10.4 b	19.6 b	20 b	0.88 b
50 × 10 <sup>-3</sup> mol L <sup>-1</sup> 乙烯利 Ethephone	5.53 b	10.2 b	18.8 b	20 b	0.85 b
5 × 10 <sup>-5</sup> mol L <sup>-1</sup> AVG	8.57 a	16.5 a	26.9 a	24 a	1.01 a

供试品种为扬稻 6 号;同一土壤水分处理内比较,标以不同字母的在 0.05 水平上差异显著。

The test cultivar is Yangdao 6. Values followed by a different letter are significantly different at  $P = 0.05$  within a column and in the same soil moisture treatment.

### 3 讨论

以往的研究表明,结实期遭受土壤干旱会降低籽粒灌浆速率、缩短灌浆时间,导致结实率和粒重的降低<sup>[1-3, 21, 27-28]</sup>。本研究的土壤水分严重亏缺处理(SD)也得到了类似的结果。但本研究观察到,结实期进行适度的土壤干旱或土壤轻度落干(MD)处理,即在开花受精的敏感期后,土壤水势保持在 -10 ~ -30 kPa 时,植株的水分状况在夜间可得以恢复,从而促进同化物向籽粒的运转,促进籽粒灌浆,提高结实率和粒重。这与 Yang 等和王维等研究结果相一致。他们的研究表明,结实期适度的土壤干旱提高了茎鞘中蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性、 $\alpha$ - $\beta$ -淀粉酶活性以及籽粒库生理活性,促进了库的受容活性和茎鞘中淀粉的水解和蔗糖的合成,从而促进了茎中碳水化合物向籽粒的运转,提高了茎鞘物质输出率和转化率;同时这种干旱处理还提高了籽粒中蔗糖-淀粉代谢途径的关键酶(蔗糖合成酶、淀粉合成酶和淀粉分支酶)的活性,虽然缩短了灌浆期,但显著提高了籽粒灌浆速率,使同化物再调运和灌浆速率加快之得超过灌浆期缩短之失,从而增加了结实率、粒重和产量<sup>[15-19, 30]</sup>。不仅如此,结实期适度的土壤干旱或干湿交替灌溉还可以改善稻米的品质<sup>[29-30]</sup>。据

此,我们建议将土壤水势 -10 ~ -30 kPa 可作为结实期(开花受精后)水稻高产、优质灌溉的土壤水势指标。

以往对乙烯在水分胁迫条件下是增加还是减少,存在着很大的争议<sup>[14]</sup>。本研究表明,乙烯释放速率在轻度的水分胁迫条件下会下降,在严重水分胁迫条件下则增加。且灌浆期籽粒中乙烯释放速率的变化与籽粒中 ACC 浓度的变化趋势一致,它们呈极显著正相关;籽粒中 ACC 浓度的变化动态还与根系伤流液中 ACC 浓度的变化动态相一致,两者之间高度正相关。表明作为乙烯合成的前体物质 ACC,在土壤水分严重亏缺下,可能作为根源信号(Root-sourced signal)自根输送到籽粒并诱导乙烯的合成,进而限制籽粒灌浆。

本试验表明乙烯具有抑制籽粒灌浆的作用。有关乙烯对籽粒灌浆调控作用的研究报道甚少。有研究称,乙烯可作为一种信号诱导储藏器官中  $\alpha$ -淀粉酶的基因表达,从而减少淀粉在储藏器官的积累<sup>[31]</sup>。Naik 等在孕穗期和抽穗开花期对稻株喷施乙烯合成抑制物质,明显提高籽粒中蔗糖合成酶的活性<sup>[32]</sup>。本试验也观察到,在花后 9 ~ 13 d 喷施乙烯合成抑制物质 AVG 可显著提高籽粒中 SuSase、SSSase 和 AGPase 活性,喷施乙烯释放促进物质乙烯

利,结果则相反。这表明乙烯通过抑制籽粒中蔗糖-淀粉代谢途径中的关键酶活性,削弱库强,从而抑制灌浆。

#### 4 结论

在水稻结实期进行土壤适度干旱或轻度落干处理,使植株的水分状况在夜间可以恢复,则可促进籽粒灌浆,提高结实率和粒重。但在较严重土壤水分胁迫下,籽粒灌浆速率和活跃灌浆期缩短,粒重降低。这与籽粒和根系中乙烯释放速率或 ACC 浓度密切相关。乙烯和 ACC 浓度减小促进籽粒灌浆,而其浓度增加导致籽粒灌浆速率和粒重的降低。这一调控作用可能是通过调控籽粒中淀粉合成关键酶活性而实现的,其机理有待深入研究。

#### References

- [1] Kobata T, Takami S. Grain production and dry matter partitioning in rice (*Oryza sativa* L.) in response to water deficits during the whole grain filling period. *Jpn J Crop Sci*, 1983, 53: 283-290
- [2] Ober E S, Setter T L, Madison J T, Thompson J F, Shapiro P S. Influence of water deficit on maize endosperm development. Enzyme activities and RNA transcripts of starch and zein synthesis, abscisic acid, and cell division. *Plant Physiol*, 1991, 97: 154-164
- [3] Rahman M S, Yoshida S. Effect of water stress on grain filling in rice. *Soil Sci Plant Nutr*, 1985, 31: 497-511
- [4] Davies P J. Introduction. In: Davies P J ed. *Plant Hormones, Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1995. pp 1-12
- [5] Davies P J. Introduction. In: Davies P J ed. *Plant Hormones, Biosynthesis, Signal Transduction, Action!* The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2004. pp 1-35
- [6] Beltrano J, Ronco M G, Montaldi E R. Drought stress syndrome in wheat is provoked ethylene evolution imbalance and reversed by rewatering, aminoethoxyvinylglycine, or sodium benzoate. *J Plant Growth Regul*, 1999, 18: 59-64
- [7] Apelbaum A, Yang S F. Biosynthesis of stress-ethylene induced by water deficit. *Plant Physiol*, 1981, 68: 594-596
- [8] Chen Y-M(陈益民), Yu S-W(余叔文). Effects of different type of water stress on ethylene production, contents of ACC and MACC in wheat plants. *Acta Phytophysiol Sin*(植物生理学报), 1988, 14(3): 281-288 (in Chinese with English abstract)
- [9] Song F-B(宋凤斌), Dai J-Y(戴俊英). Relationship between changes of ethylene release and polyamines content in maize leaves and drought-tolerance in maize under water stress. *J Northeast Agric Univ*(东北农业大学学报), 2002, 33(4): 345-352 (in Chinese with English abstract)
- [10] Guinn G. Water deficit and ethylene evolution by young cotton bolls. *Plant Physiol*, 1976, 57: 403-405
- [11] Xu Z-Z(许振柱), Yu Z-W(于振文), Qi X-H(齐新华), Yu S-L(余松烈). Effect of soil drought on ethylene evolution, polyamine accumulation and cell membrane in flag leaf of winter wheat. *Acta Physiol Sin*(植物生理学报), 1995, 21(3): 295-301 (in Chinese with English abstract)
- [12] Narayana I, Lalonde S, Saini H S. Water-stress-induced ethylene production in wheat, a fact or artifact? *Plant Physiol*, 1991, 96: 406-410
- [13] Feng J, Barker A V. Ethylene evolution and ammonium accumulation by tomato plants under water and salinity stresses. Part II. *J Plant Nutr*, 1992, 15: 2471-2490
- [14] Morgan P W, Drew M C. Ethylene and plant responses to stress. *Physiol Plant*, 1997, 100: 620-630
- [15] Yang J, Zhang J, Huang Z, Zhu Q, Wang L. Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil drying during grain filling of wheat. *Crop Sci*, 2000, 40(6): 1645-1655
- [16] Yang J, Zhang J, Wang Z, Zhu Q, Liu L. Water deficit-induced senescence and its relationship to remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. *Agron J*, 2001, 93: 196-206
- [17] Yang J, Zhang J, Wang Z, Zhu Q, Wang W. Remobilization of carbon reserves in response to water deficit during grain filling of rice. *Field Crops Res*, 2001, 71: 47-55
- [18] Yang J, Zhang J. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytol*, 2006, 169: 223-236
- [19] Wang W(王维), Zhang J-H(张建华), Yang J-C(杨建昌), Zhu Q-S(朱庆森). Effect of Water Stress on Metabolism of Stored Carbohydrate of Stem and Yield in Rice Grown under Unfavorable-delayed Senescence. *Acta Agron Sin*(作物学报), 2004, 30(3): 196-204 (in Chinese with English abstract)
- [20] Zhu Q-S(朱庆森), Cao X-Z(曹显祖), Luo Y-Q(骆亦其). Growth analysis in the process of grain filling in rice. *Acta Agron Sin*(作物学报), 1988, 14(3): 182-192 (in Chinese with English abstract)
- [21] Richards F J. A flexible growth functions for empirical use. *J Exp Bot*, 1959, 10: 290-300
- [22] Beltrano J, Carbone A, Montaldi E R, Guaiamet J J. Ethylene as promoter of wheat grain maturation and ear senescence. *Plant Growth Regul*, 1994, 15: 107-117
- [23] Cheng C Y, Lur H S. Ethylene may be involved in abortion of the maize caryopsis. *Physiol Plant*, 1996, 98:245-252
- [24] Ranwala A P, Miller W B. Sucrose-cleaving enzymes and carbohydrate pools in *Lilium longiflorum* floral organs. *Physiol Plant*, 1998, 103: 541-550
- [25] Nakamura Y, Yuki K, Park S Y. Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains. *Plant Cell Physiol*, 1989, 30: 833-839
- [26] Schaffer A A, Petreikov M. Source-to-starch metabolism in tomato fruit undergoing transient starch accumulation. *Plant Physiol*, 1997, 13: 739-746
- [27] Wardlaw I F, Willenbrink J. Mobilization of fructan reserves and changes in enzyme activities in wheat stems correlate with water stress during kernel filling. *New Phytol*, 2000, 148: 413-422
- [28] Ahmadi A, Baker D A. Effects of abscisic acid (ABA) on grain filling processes in wheat. *Plant Growth Regul*, 1999, 28: 187-197
- [29] Gai Y-X(盖一鹏), Zhu Q-S(朱庆森), Wang Z-Q(王志琴), Yang J-C(杨建昌), Zheng L(郑雷), Qian W-C(钱卫成). Effects of soil moisture on rice quality during grain-filling period. *Acta Agron Sin*(作物学报), 2002, 28(5): 601-608 (in Chinese with English abstract)
- [30] Yang J-C(杨建昌), Yuan L-M(袁荆民), Chang E-H(常二华), Wang Z-Q(王志琴), Liu L-J(刘立军), Zhu Q-S(朱庆森). Effect of dry-wet alternate irrigation on rice quality and activities of some enzymes in grains during the filling. *Acta Agron Sin*(作物学报), 2005, 31(8): 1052-1057 (in Chinese with English abstract)
- [31] Rook F, Corke F, Card R, Munz G, Smith C, Bevan M W. Impaired sucrose-induction mutants reveal the modulation of sugar-induced starch biosynthesis gene expression by abscisic acid signaling. *Plant J*, 2001, 26: 421-433
- [32] Naik P K, Mohapatra P K. Ethylene inhibitors enhanced sucrose synthase activity and promoted grain filling of basal rice kernels. *Aust J Plant Physiol*, 2000, 27: 997-1008