

水稻两优培九生育后期籽粒灌浆生理研究

宁书菊¹,陈晓飞²,向小亮²,魏道智²

(¹福建农林大学作物科学学院,福州 350002;²福建农林大学生命科学学院,福州 350002)

摘要:探讨了两优培九生育后期籽粒灌浆的生理基础,揭示水稻品种间叶片和籽粒灌浆的生理学差异。以两优培九为试验材料,以汕优63和其父本9311为参照品种,测定了三品种生育后期籽粒灌浆期间叶片光合速率和籽粒中相关能量和物质代谢酶活性变化。结果表明,三品种强势粒的各项生理活性指标变化趋势一致,两优培九在灌浆前期,叶片生理和强势粒灌浆具有一定的超亲活性优势;灌浆的中后期,剑叶叶片中的光合速率,特别是弱势粒生理活性下降较快。与其他两品种相比,叶片和籽粒中的ATP酶活性、谷氨酸脱氢酶(GDH)活性、蔗糖合成酶(SS)活性、可溶性糖及淀粉含量差异显著;从变化曲线上看,其弱势粒的灌浆启动较慢,按先后次序依次为9311,汕优63和两优培九。相对强势粒,弱势粒灌浆能量和物质不足。两优培九叶片和籽粒中与能量和相关物质合成代谢的酶活性相对较低是其籽粒空瘪率相对较高的主要原因。加强生育后期剑叶叶片功能的调控,提高其生理活性,增强弱势粒能量代谢是解决高产杂交稻籽粒充实度低的有效途径。

关键词:水稻;两优培九;籽粒灌浆;生理基础

中图分类号:S311

文献标识码:A

论文编号:2009-1568

Studied on Physiology Bases of Grain Filling for “Liang You Pei Jiu” at the Late Development Stage

Ning Shuju¹, Chen Xiaofei², Xiang Xiaoliang², Wei Daozhi²

(¹College of Crop Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002;

²College of Life Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002)

Abstracts: To understand physiological bases of grain filling for Liang You Pei Jiu at the late development stage and study on physiology differences among varieties in the leaves and filling, the experiments was carried out. The photosynthesis rate and the enzyme activities in metabolisms of the energy and substances of the flag leaf and grain filling for Liang You Pei Jiu, Shan you 63 and 9311 at the late developmental stage were studied. The results showed that changes tend of every physiological characteristic were at same for vigorous grain of three species, the Liang You Pei Jiu had advantages in the physiological activity at early filling stage and filling of vigorous grain. The physiological activity declined gradually during early and middle filling stage, the net photosynthetic rate of flag leaf declined fairly especial the physiological activity of week grain was more than other two species. Comparing with other two species, the changes of that ATPase activity GDH activity, sucrose synthetase activity, contents of soluble sugar and starch in leaf and grain were notable. The set up time of filling in week grain was slowly, in proper order, they were 9311, Shan you 63 and Liang You Pei Jiu from curve. Comparing with vigorous grain, the energy and substances in the week grain was on less. The energy and enzyme that substances synthetase activity were in lower in leaf and grain of the Liang You Pei Jiu, which were an im-

基金资助:福建省教育厅科技项目资助(JA05238);福建省生态学重点学科资助(0608537)。

第一作者简介:宁书菊,女,1963年出生,汉族,农学学士,副教授,研究方向:作物衰老生理学。通信地址:350002 福建省福州市福建农林大学作物科学学院, E-mail: wbyning@sina.com。

通讯作者:魏道智,男,1960年出生,汉族,博士,教授,研究方向:作物衰老分子生物学。通信地址:350002 福建省福州市福建农林大学生命科学学院, Tel: 0591-26918779, E-mail: weidz888@sohu.com。

收稿日期:2009-08-03, **修回日期:**2009-09-11。

portant reason for high empty-unfilled grain. Therefore, it is an effective way for overcome difficulty that regulation in physiological function and activity of flag leaf and strengthen metabolism of energy of the week grain.

Key words: rice, Liang You Pei Jiu, filling of grain, physiology bases

0 引言

“两优培九”是亚种间重穗型超级杂交稻组合,是第一个将两系法与亚种间杂交合为一体的杂交稻,具有高产、优质、多抗和适应性广等综合优势,且穗大粒多,表现出超高产潜力,但是籽粒充实度差,空秕率高,从而限制了其产量潜力的发挥。有关杂交水稻籽粒灌浆不足问题,数十年来,营养生理学的“库、源、流限制学说”,以及能量代谢的“能量阈值障碍学说”一直占主导地位^[1],另外“激素平衡说”^[2-3]、“灌浆速率说”^[4-7]和“着位优势说”^[8-9]等也作了进一步的深入性研究,这些理论从不同角度,解释了许多现象,但是有关理论本质和生理基础,如源库间的互作、叶片和籽粒间的能量和有机物转化等问题尚待进一步的研究^[10-12]。笔者拟从叶片和籽粒间能量及物质的相应变化关系展开进一步研究,探讨两优培九生育后期籽粒灌浆的生理基础,为进一步丰富相关理论,提供科学实验依据,以促进两优培九的超高产栽培。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料为“两优培九”,由江苏省农业科学院农业资源与环境研究中心曹宏鑫研究员惠赠。汕优 63 和 9311 的种子,由福建农林大学遗传所提供。栽培于福建农林大学植物生理学试验田,常规水肥管理。选择其父本 9311 和生产上高产栽培种汕优 63 作为对照品种。

试验于 2006 年 6 月—2007 年 6 月,在福建农林大学生命科学院植物生理温室内进行。试验材料采用土培的方法,为了便于取根,将其培养在大小为 30 cm×20 cm 的塑料桶中,每桶栽种 1 株水稻,将桶埋于土壤中,栽培足量采样群体。供试土壤为水稻土,有机质含量 4.5%,全氮 1.6 g/kg,速效磷 53.6 mg/kg,速效钾 187 mg/kg。在水稻生长期,每月施肥一次。水稻开花当天第一次取样,取样后立即置于-37℃冰箱中保存备用,并对同一天开花的稻穗挂牌标记,以后每周取一次样,直至水稻成熟,共取样 6 次。

1.2 方法

1.2.1 ATP 酶活性测定 按照陈季楚等^[13]的方法,取样品,加入 3 ml 提取液冰浴研磨,之后在 10000 r/min 离心 20 min,取 0.5 ml 上清液(粗酶液)+1 ml 10 mmol/L ATP+1 ml 20 mmol/L MgCl₂, 37℃ 反应 1 h 后,加入 0.2 ml 20% TCA 终止反应,4000 r/min 离心 5 min,然后

取 0.5 ml 上清液+2.5 ml 水+2 ml 硫酸亚铁-钼酸铵试剂(显色剂)显色 5 min,最后于 660 nm 下比色测定。

1.2.2 谷氨酸脱氢酶活性 依照《现代植物生理学实验指南》^[14]中的方法测定。

1.2.3 蔗糖合成酶活性测定 按照龚荣高等^[15]的方法,取 0.3 g 样品,加入 3 ml 提取缓冲液(0.1 mol/L 磷酸缓冲液(pH 7.5), 5 mmol/L MgCl₂, 1 mmol/L EDTA, 0.1% 巯基乙醇),研磨后,10000 r/min 离心 20 min,上清液即粗酶液,取 50 μl 酶液,加入 50 μl 的蔗糖合成酶反应液(4 mmol/L UDP-葡萄糖, 0.06 mol/L 果糖, 15 mmol/L MgCl₂, 0.1 mol/L 磷酸缓冲液(pH 8.0)),在 34℃ 下反应 1 h 后加入 0.2 ml 30% 的 KOH,转入沸水浴 10 min 终止反应,冷却至室温,混匀后加入 3.5 ml 的萘酮溶液(0.15 g 萘酮溶于 100 ml 81% 硫酸),在 40℃ 下反应 20 min 后冷却,测定在 620 nm 处的吸光值,(对照取 50 μl 酶液在沸水浴杀酶 10 min 后,其余操作同上)。用两者的差值来计算蔗糖的合成量,表示蔗糖合成酶活性,单位为 mg/(gh)。

1.2.4 可溶性糖和淀粉含量测定 按照邹琦^[16]的方法。

1.2.5 籽粒灌浆曲线的测定 籽粒增重动态曲线采用 Richards 方程^[17]: $W=A/(1+Be^{-kt})^{1/N}$ 。式中:W 为百粒重,t 为齐穗后天数,A 为籽粒最大重量;B 为初值参数、K 为生长速率参数、N 为形状参数。求一阶导数后得灌浆速率曲线: $dW/dt=ABKe^{-kt}/[N(1+Be^{-kt})^{(N+1)/N}]$ 。

2 结果与分析

2.1 生育后期剑叶光合速率和叶绿素含量变化

2.1.1 生育后期剑叶叶绿素含量变化 从图 1 可以看出,汕优 63 和 9311 剑叶叶绿素含量的变化趋势一致,在开花期时含量最高,后逐渐下降;汕优 63 叶绿素含量显著高于 9311;两优培九叶绿素含量则呈单峰曲线变化,开花后 1 周时达到峰值,后逐渐下降,这与王荣富等^[18]的研究结果一致。与汕优 63 相比,两优培九剑叶叶绿素含量,在灌浆前期显著高于汕优 63 ($P < 0.05$)。

2.1.2 生育后期剑叶光合速率变化 从图 2 可见,3 个品种开花后剑叶光合速率呈不断下降趋势。灌浆前期,两优培九光合速率高于其他两个供试品种,随着灌浆的进行,其下降速率显著高于其他两个供试品种。光合速率和其叶绿素含量的不一致性,说明两优培九灌浆期间源的供应能力与其光合活性有密切关系。

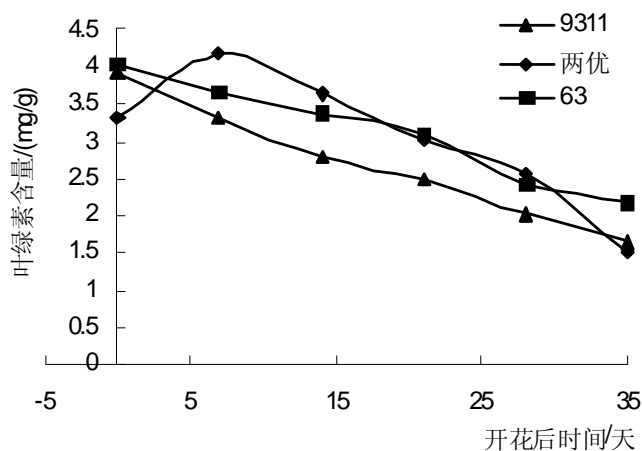


图1 生育后期剑叶叶绿素含量变化

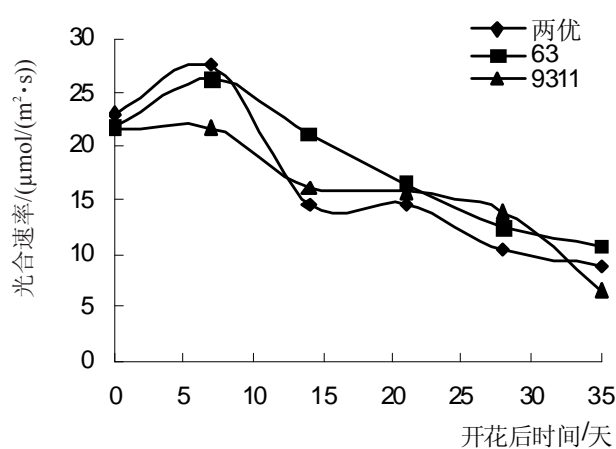


图2 生育后期剑叶光合速率变化

2.2 谷氨酸脱氢酶活性(GDH)

GDH是一种受体内能荷调节的别构酶,在生物体内能荷不足时被激活,加快氧化,促使谷氨酸脱氨来补充腺苷酸库使ATP再生来补足能量^[19-20],间接地参与调节产能代谢。

3个品种剑叶的GDH活性整体呈下降趋势(图3);两优培九和汕优63变化一致,都有一大一小两个峰,大峰出现在开花后1周时,小峰出现在开花后3周,在前一峰两优培九高于汕优63,后一峰则汕优63较高,GDH高峰和其强势和弱势粒的灌浆高峰相一致。9311开花后剑叶的GDH活性呈缓慢下降趋势。

2.3 生育后期ATP酶活性变化

ATP是生物体内的能量通货,它提供生物体各种

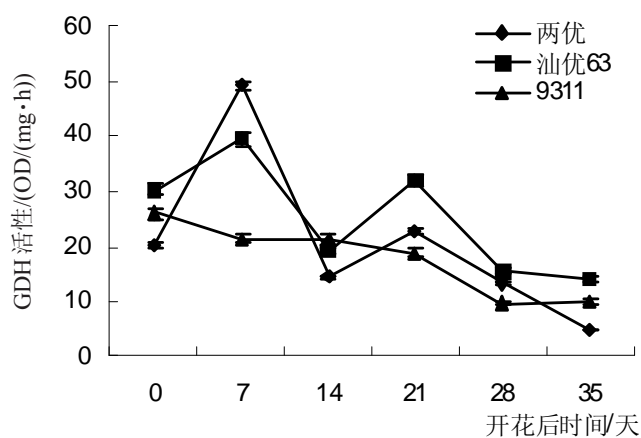


图3 生育后期剑叶叶片中GDH活性变化

2.3.2 生育后期强势粒ATP酶活性变化 从图5可见,汕优63和9311灌浆期间强势粒的ATP酶活性变化趋势基本一致,开花1周内保持稳定,随后迅速下降,这与李雪梅等^[21]的结果相一致;两优培九在开花后强势粒的ATP酶活性变化则呈峰型曲线变化,开花当日具有较低活性,后1周内迅速上升,达到峰值,随后逐渐

生命活动的能量,对于整个生物体的生命活动具有重要的调节和支持作用,因此ATP酶活性不仅代表了生物体内的能量状态,也反映了体内的生理活性和代谢强度。

2.3.1 生育后期剑叶叶片中ATP酶活性变化 由图4可以看出,开花后剑叶叶片中ATP酶活性,汕优63和两优培九变化趋势一致,在开花后1周内迅速下降,之后基本保持相对稳定;汕优63在开花当日剑叶叶片中ATP酶活性极显著高于两优培九和9311($P < 0.01$);9311在开花后前3周时缓慢下降,灌浆后期基本保持稳定。灌浆的中、后期,两优培九剑叶叶片中的ATP酶活性明显低于汕优63和9311。

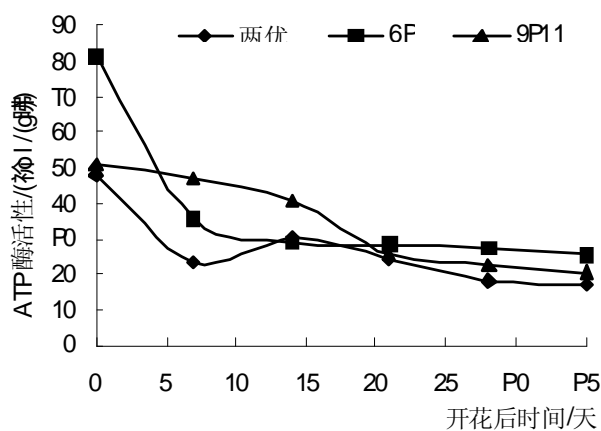


图4 生育后期叶片ATP酶活性变化

下降,这可能与其强势粒中的物质代谢特性相关。

2.3.3 生育后期弱势粒ATP酶活性变化 由图6可知,汕优63和9311灌浆过程中弱势粒的ATP酶活性变化基本一致,呈逐渐上升的趋势,这与李木英等^[22]的结果相一致,汕优63在灌浆期间弱势粒ATP酶活性显著低于9311($P < 0.05$);两优培九弱势粒ATP酶活性在灌浆

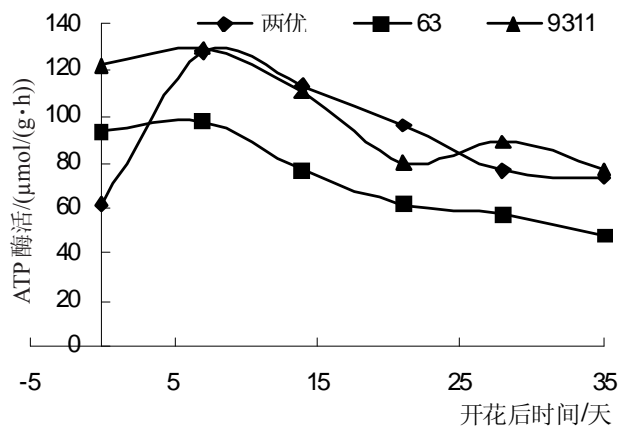


图5 生育后期强势粒ATP酶活性变化

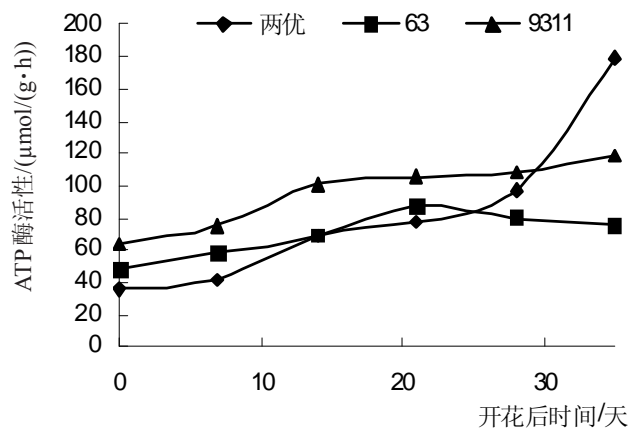


图6 生育后期弱势粒ATP酶活性变化

的前4周低于其他品种而缓慢上升,最后1周迅速上升,其测定值相当开花当日的近6倍。变化曲线说明三品种弱势粒灌浆以9311启动最快,汕优63次之,而两优培九弱势粒灌浆启动最慢。

2.4 生育后期叶片蔗糖合成酶活性变化

蔗糖合成酶(sucrose synthetase SS)又名尿苷二磷酸(UDP)-D-葡萄糖:D-果糖2- α -D-葡糖基转移酶(UDP-D-glucose),是一种存在于细胞质中的可溶性酶。它能利用尿苷二磷酸葡萄糖作为葡萄糖的供体,与果糖合成蔗糖。叶片中SS的主要作用,是将葡萄糖和果糖合成籽粒灌浆的运输形式——蔗糖,多数情况下主要催化蔗糖的裂解^[23-25]。在籽粒中,SS主要用于蔗糖的分解,以便产生用于淀粉合成的底物——葡萄

糖。水稻茎、叶中的蔗糖转运到籽粒后,必需在蔗糖合成酶和转化酶等的作用下降解为单糖,然后在一系列酶的催化下合成淀粉^[26-28]。因此其活性被认为是库强(sink strength)的一个重要指标^[29-31]。

2.4.1 生育后期叶片蔗糖合成酶活性变化 从图7可知,三品种灌浆期间叶片SS活性变化趋势不同,9311在开花当日活性最高,随后呈直线逐渐下降;汕优63叶片SS活性在开花后1周内缓慢上升,2周后达其最大值并逐渐下降。两培优九开花后1周迅速上升,之后迅速下降;两培优九在灌浆前期叶片SS活性极显著($P<0.01$)高于汕优63和9311,在灌浆10日后,开始显著($P<0.05$)低于汕优63和9311,这可能是前期灌浆过度,使得后期叶片过早衰老造成的。

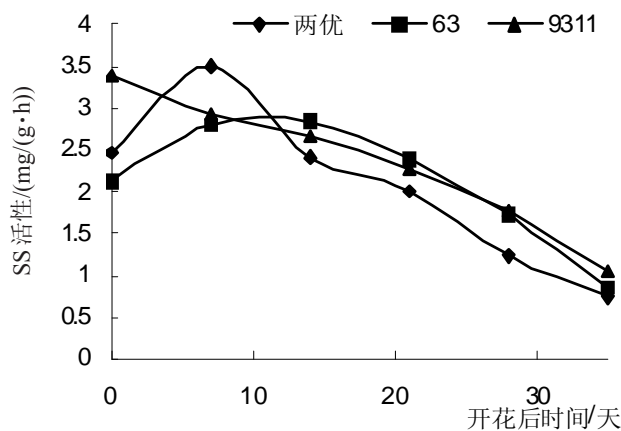


图7 生育后期叶片蔗糖合成酶活性变化

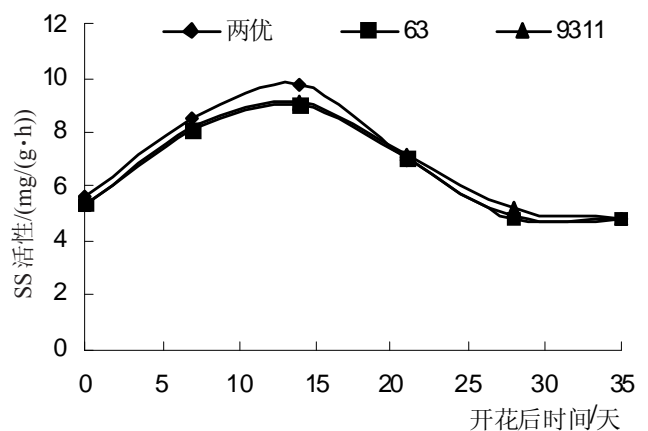


图8 生育后期强势粒蔗糖合成酶活性变化

2.4.2 生育后期强势粒蔗糖合成酶活性变化 从图8可知,灌浆期间强势粒SS活性的变化趋势基本相同,呈单峰曲线,即开花2周内活性逐渐升高,于花后2周时达到其峰值,随后2周逐渐下降,开花4周后基本稳定。这与潘晓华等^[30]有关水稻花后蔗糖合成酶活性变化的研究结果基本一致。从整体上看,灌浆后期三品

种强势粒没明显差别,这可能说明3品种强势粒的灌浆差异不大。

2.4.3 生育后期弱势粒蔗糖合成酶活性变化 由图9发现,三品种灌浆期间弱势粒的SS活性的变化趋势基本一致,均是先上升后下降,呈现单峰曲线的变化趋势,并在花后3周左右达到峰值。这与王志琴等^[31]的研究

一致,但品种酶活性变化差异明显。开花后前3周9311弱势粒SS活性最高,两优培九活性最低。这说明花后9311的弱势粒灌浆启动最快,汕优63次之,而两优培九弱势粒的灌浆启动最慢。与9311相比,两优培九和汕优63均有较明显的强弱势粒两段灌浆现象,而且两优培九两段灌浆较明显。

2.5 生育后期可溶性糖和淀粉含量变化

2.5.1 生育后期可溶性糖含量变化

(1)生育后期剑叶叶片中可溶性糖含量变化:由图10可知,三品种灌浆期间剑叶叶片中糖含量的变化,均

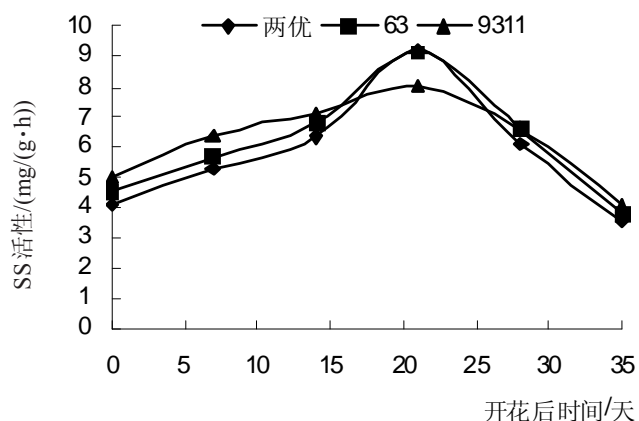


图9 生育后期弱势粒蔗糖合成酶活性变化

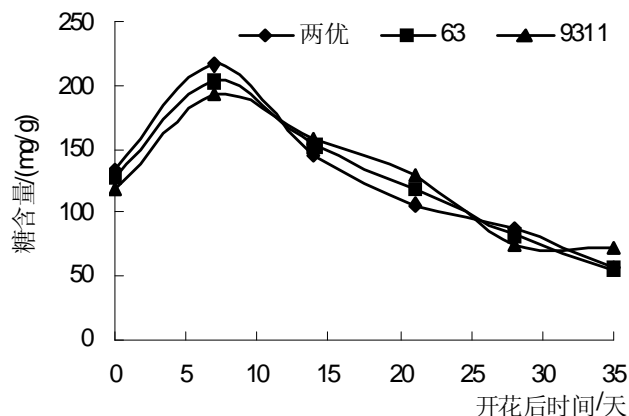


图11 生育后期强势粒可溶性糖含量变化

(3)生育后期弱势粒可溶性糖含量变化:从图12可以看到,三品种弱势粒的糖含量变化趋势也基本一致,即在花后1周内基本不变,随后迅速上升,然后又缓慢下降。开花后2周内,9311的糖含量极显著高于两优培九和汕优63,并且其达到峰值的时间比另两品种提前1周,而灌浆后期又比另两品种弱势粒糖含量低;而相对汕优63,两优培九在灌浆2周时的糖含量显著低于汕优63($P<0.05$),随后增加较为迅速,并于花后3周后略高于汕优63。这说明9311弱势粒的灌浆启动相对较快,两优培九则相对较慢。

在开花当日含量最高,随后逐渐下降,这和王绍华等^[32]的研究结果相一致。两优培九在开花后2周,叶片糖含量迅速下降,显著低于汕优63和9311($P<0.05$),这些变化与其生育后期光合速率的下降相一致。

(2)生育后期强势粒可溶性糖含量变化:由图11可见,开花后三品种的强势粒糖含量的变化趋势一致,均为单峰曲线,在花后1周时达到峰值,随后下降,这与黄升谋等^[33]对水稻籽粒糖含量的研究结果一致;三品种强势粒糖含量间没有显著差异。这说明品种间强势粒的灌浆可能差异不大。

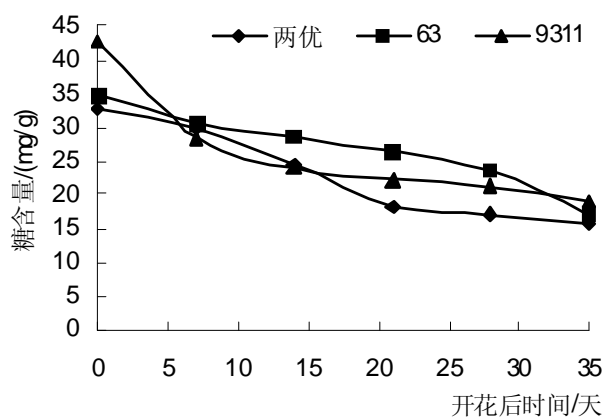


图10 生育后期剑叶叶片可溶性糖含量变化

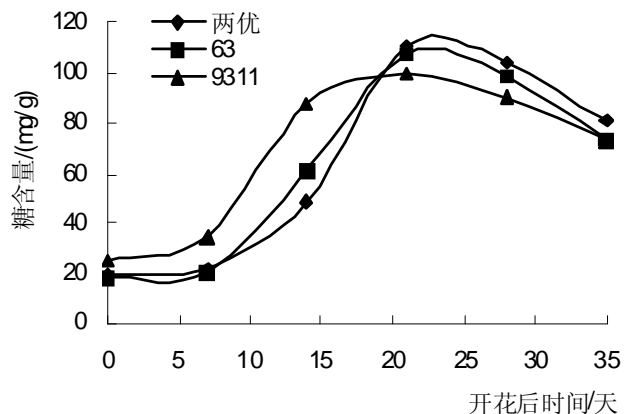


图12 生育后期弱势粒可溶性糖含量变化

2.5.2 生育后期淀粉含量变化

(1)生育后期剑叶叶片中淀粉含量变化:从图13可知,三品种开花后叶片中淀粉含量的变化趋势基本一致,即在开花当日淀粉含量最高,随后逐渐下降。灌浆2周后,两优培九叶片淀粉含量显著低于汕优63和9311($P<0.05$),这与两优培九叶片中可溶性糖的变化一致。

(2)生育后期强势粒淀粉含量变化:由图14可以看出,三品种开花后强势粒淀粉含量的变化趋势一致,均是开花当日最低,随后逐渐增加,灌浆第2周增加最

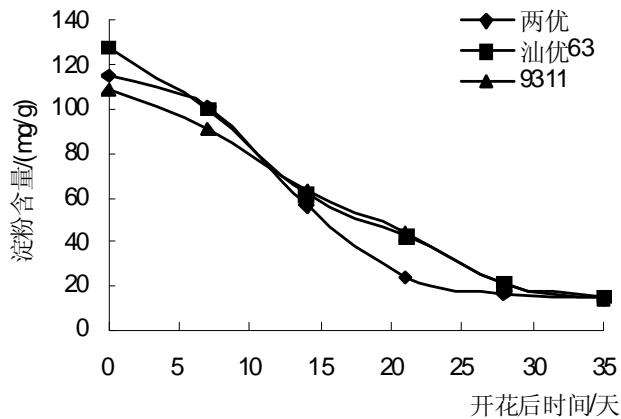


图13 生育后期叶片淀粉含量变化

快,第3周增速减慢,随后基本不变;三品种强势粒淀粉含量整体无显著差异,即三品种强势粒淀粉积累动态基本相同。淀粉含量的变化和可溶糖含量的呈消长相对应变化。

(3)生育后期弱势粒淀粉含量变化:从图15可知,三品种弱势粒淀粉的积累动态变化与各自可溶性糖的变化相一致。与可溶性糖变化不同的是在灌浆后期,当可溶性糖含量下降后,淀粉仍在活跃地积累之中,两优培九明显低于其他两个品种。

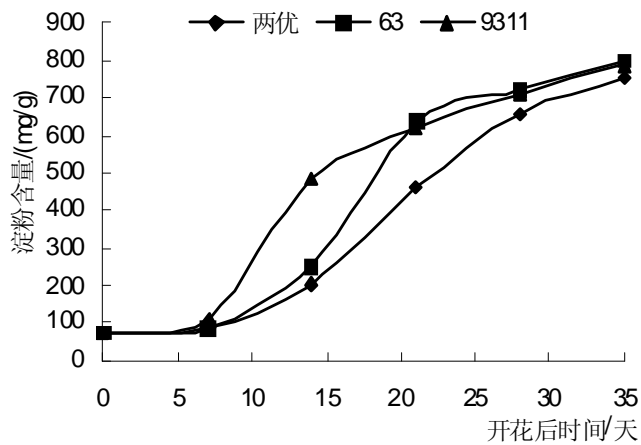


图15 生育后期弱势粒淀粉含量变化

与其糖含量也呈极显著正相关($r_{\text{两优培九}}=0.87438^*$ 、 $r_{\text{汕优63}}=0.88276^*$ 、 $r_{9311}=0.90390^*$)。

2.6.2 三品种弱势粒的灌浆曲线 从图17可知,与强势粒相比较,三品种弱势粒灌浆曲线差异较大。9311弱势粒灌浆速率在开花后迅速增加,至灌浆2周时达峰值,随后逐渐下降;汕优63和两优培九弱势粒的灌浆速率在开花后2周内增加缓慢,之后迅速增加至峰值,而后又迅速下降。与9311弱势粒灌浆速率相比,汕优63和两优培九灌浆前期(开花后2周内)显著较低,基本处于灌浆停滞期;9311弱势粒灌浆则没有该阶段。汕优63和两优培九弱势粒灌浆速率,均在开花后第3

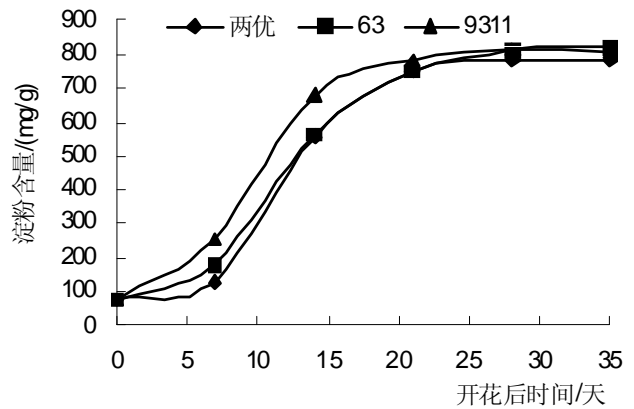


图14 生育后期强势粒淀粉含量变化

2.6 三品种强、弱势粒的灌浆曲线

2.6.1 三品种强势粒的灌浆曲线 图16显示,三品种强势粒灌浆速率无显著差异,均在开花后迅速上升,至开花后1周时达到最大值,开花后第2周逐渐下降,第3周迅速下降,与崔鑫福等^[34]的研究结果一致。说明三品种强势粒灌浆主要在开花后3周内。三品种强势粒灌浆特性无显著差异;三品种强势粒的灌浆速率与其SS活性均呈极显著正相关($r_{\text{两优培九}}=0.93517^{**}$ 、 $r_{\text{汕优63}}=0.94391^{**}$ 、 $r_{9311}=0.94655^{**}$);三品种强势粒的灌浆速率

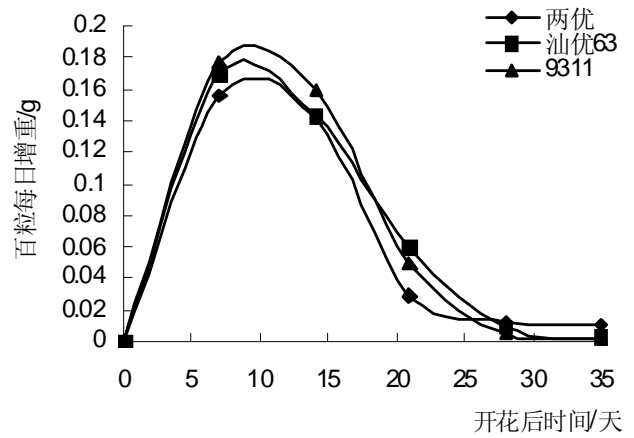


图16 强势粒灌浆速率

周达到峰值,汕优63峰值显著高于两优培九。

3 讨论

亚种间杂交稻强势粒具有相对灌浆优势,相比较少受环境因素的影响,空瘪粒主要来自弱势粒。弱势粒灌浆不足的原因,一是启动慢^[4-5,7],二是生理功能低下^[35-36],从三个品种的弱势粒灌浆时间来看,9311早于汕优63、两优培九。与其他两个品种相比两优培九弱势粒中ATP酶活性、蔗糖合成酶活性、可溶性糖及淀粉含量均表现相对较低,这可能为两优培九空瘪率高于其他两个品种的主要原因。

从试验结果看(见图5,图6)强、弱势粒的能荷状

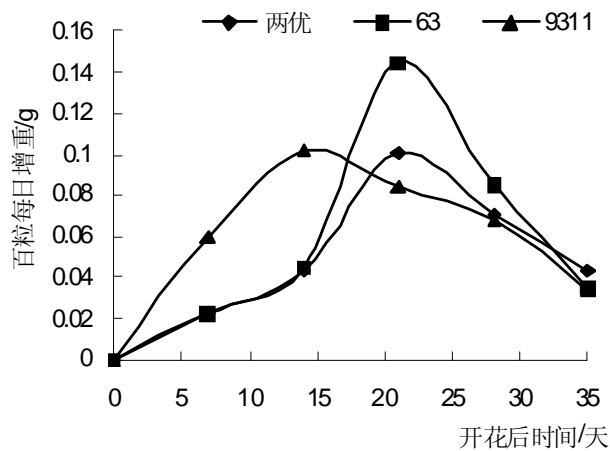


图17 弱勢粒灌浆速率

态,不仅在高峰值时间相差6周左右,而且在数值上相差2倍,所以能量是弱勢粒灌浆滞后的一个重要原因。从蔗糖合成酶活性和可溶性糖量变化的相互关系上(见图8、9、11、12)看,和强势粒异步不同,弱勢粒中二者的变化量为同步的,似乎说明在物质转化过程中,转化酶不是限制因素,主要是源物质不足,同时可看到,剑叶叶片此时的光合功能和能量曲线(见图2、4)处于不断下降时期,受体内能荷调节并参与产能代谢的别构酶GDH活性的变化(见图3)也与强、弱勢粒的灌浆相一致,其一说明源和库间的物质、能量变化是一致和密切相关的;其二说明叶片和籽粒的能量状态尤为重要,因为它是生长发育和物质代谢的基础。有关杂交稻后期籽粒灌浆不足,空瘪率高的问题,曾有“次生代谢库说”、“源库流失平衡说”、“激素平衡说”、“着位优势说”和“库活力”等假说,根据试验结果,笔者认为加强生育后期源功能的调控,提高其生理活性,增强弱勢粒的能量代谢是解决高空瘪率的有效途径。

参考文献

- [1] 陶龙兴,王熹.亚种间杂交稻结实障碍的生理学研究进展[J].中国农业科技导报,2002,4(1):54-58.
- [2] 杨建昌,王志琴,朱庆森,等.ABA与GA对水稻籽粒灌浆的调控[J].作物学报,1999,25(3):341-348.
- [3] 王熹,陶龙兴,俞美玉,等.GA3对杂交稻“粒间顶端优势”及灌浆期间籽粒内源IAA的影响[J].植物生理学报,2006,26(3):247-251.
- [4] 徐秋生,李卓吾.亚种间杂交稻谷粒灌浆特性与籽粒充实度的研究[J].杂交水稻,1994,(2):26-29.
- [5] 周建林,陈良璧,周广洽.亚种间杂交稻籽粒充实动态及生理研究[J].杂交水稻,1992,5(2):36-40.
- [6] 彭春瑞,饶大恒,李澍,等.亚种间杂交稻籽粒灌浆特性研究[J].江西农业学报,1998,10(1):1-5.
- [7] 何光华,郑家奎,阴国大,等.水稻籽粒灌浆特性及相关性研究[J].西南农业大学学报,1994,16(4):380-382.
- [8] 顾自奋,朱庆森,曹显祖.水稻结实率的研究-稻穗上强弱势粒的干重积累过程与空秕粒的分布[J].中国农业科学,1981,23(6):382-42.

- [9] 卢向阳,匡逢春,李献坤,等.两系亚种间杂交水稻高空批率的生理原因探讨[J].湖南农学院学报,1992,18(3):509-515.
- [10] 陈光辉,官春云,陈立云,等.亚种间杂交稻籽粒充实度研究进展[J].作物研究,2001,27(6):811-816.
- [11] 薛艳凤,蔡一霞,朱庆森.亚种间杂交稻籽粒灌浆特性的研究现状[J].江苏农业科学,2001,(3):3-6.
- [12] 徐秋生,李卓吾.亚种间杂交稻谷粒灌浆特性与籽粒充实度的研究[J].杂交水稻,1994(2):26-29.
- [13] 陈季楚,傅婉华.叶片细胞的膜束缚ATP酶活性的测定[J].细胞生物学杂志,1983,(3):21-23.
- [14] 上海植物生理学会编.现代植物生理学实验手册.上海:上海科学教育出版社.2000.
- [15] 龚荣高,张光伦,吕秀兰,等.脐橙在不同生境下果实蔗糖代谢相关酶的研究[J].园艺学报,2004,31(6):719-722.
- [16] 邹琦编.植物生理学实验指导.北京:中国农业出版社,2000.
- [17] 朱庆森,曹显祖,骆亦其.水稻籽粒灌浆的生长分析[J].作物学报,1988,14(3):182-192.
- [18] 王荣富,张云华,钱立生,等.超级杂交稻两优培九及其亲本的光氧化特性[J].应用生态学报,2003,14(8):1309-1312.
- [19] 王境岩,朱圣庚,徐长法.生物化学[M].北京:高等教育出版社,2004:306-308.
- [20] 汤鸿,李少菁,王桂忠.谷氨酸脱氢酶活力测定及其在海洋生态系统中的应用[J].海洋通报,1997,16(2):87-92.
- [21] 李雪梅,樊金娟,徐正进.不同穗型水稻品种灌浆期生理特性的差异[J].沈阳农业大学学报,2003,34(5):347-350.
- [22] 李木英,石庆华,潘晓华.两系杂交稻籽粒灌浆的物质积累与生理活性的研究[J].江西农业大学学报,2000,22(2):152-156.
- [23] Ahmadi A, Baker D. Al The effect of water stress on the activities of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat [J]. Plant Growth Regulation, 2001, 35:81-91.
- [24] 王维,蔡一霞,张建华,等.适度土壤干旱对贪青小麦茎贮藏碳水化合物向籽粒运转的调节[J].作物学报,2005,31(3):289-296.
- [25] Kato T. Change of sucrose synthetase activity in developing endosperm of rice cultivars[J]. Crop Science, 1995, 35:827-831.
- [26] Wang F, Sanz A, Brenner ML, et al. Sucrose synthase, starch accumulation, and tomato fruit sink strength[J].Plant Physiology,1993, 101:321-327.
- [27] 杨建昌,徐国伟,王志琴,等.旱种水稻结实期茎中碳同化物的运转及其生理机制[J].作物学报,2004,30(2):108-114.
- [28] Liang J. Zhang J and Cao X. Grain sink strength may be related to the poor grain filling of Indica-japonica rice (Oryza sativa) hybrids[J]. Physiologia Plantarum, 2001, 112(4):470-477.
- [29] 杨建昌,袁莉民,唐成,等.结实期干湿交替灌溉对稻米品质及籽粒中一些酶活性的影响[J].作物学报,2005,31(8):1052-1057.
- [30] 潘晓华,李木英,曹黎明,等.水稻发育胚乳中淀粉的积累及淀粉合成的酶活性变化[J].江西农业大学学报,1999,21(4):456-462.
- [31] 王志琴,叶玉秀,杨建昌,等.水稻灌浆期籽粒中蔗糖合成酶活性的变化与调节[J].作物学报,2004,30(7):634-643.
- [32] 王绍华,曹卫星,丁艳锋,等.库大小对水稻不同叶位叶片氮代谢的影响[J].作物学报,2004,30(8):739-744.
- [33] 黄升谋,邹应斌,刘春林.杂交水稻两优培九强、弱勢粒结实生理研究[J].作物学报,2005,31(1):102-107.
- [34] 崔鑫福,马莲菊,吕文彦,等.北方粳稻籽粒灌浆特性及其蔗糖代谢酶的活性研究[J].吉林农业大学学报,2005,27(1):15-18.
- [35] 王光明,曾雪嘉,徐海波.水稻灌浆初期籽粒生理活性对结实率的影响[J].西南农业大学学报,2004,26(4):393-396.
- [36] 徐仁胜,陶龙兴,俞美玉,等.亚种间杂交水稻灌浆特性的调节及其对产量的影响[J].中国水稻科学,1997,11(2):124-128.