

抑制无效分蘖对水稻产量和非结构性碳水化合物的影响

潘圣刚^{1,2}, 吴颖仪^{1*}, 肖瑶¹, 陈燕红¹, 田华^{1,2}, 肖立中^{1,2}, 唐湘如^{1,2**}

(1.华南农业大学农学院, 广东 广州 510642; 2. 农业部华南地区作物栽培科学观测实验站, 广东 广州 510642)

摘要: 分别以培杂泰丰和粤晶丝苗为材料, 采用水培方法, 通过设计不同的栽插孔直径(栽插孔径分别为 20、28、35 mm, 依次记为 D₁、D₂、D₃)限制水稻的无效分蘖, 研究抑制无效分蘖对不同基因型水稻的产量和非结构性碳水化合物的影响。结果表明: 与 D₁、D₃ 相比, D₂ 显著提高了水稻培杂泰丰和粤晶丝苗的成穗率和每穗总粒数, 最终显著增加了水稻产量; D₂、D₃ 处理水稻茎鞘非结构性碳水化合物含量显著高于 D₁ 处理, D₃ 处理水稻培杂泰丰和粤晶丝苗抽穗后叶面积大, 茎鞘非结构性碳含量高, 但主要供给营养器官, 对产量贡献少; 水稻培杂泰丰和粤晶丝苗幼穗分化期的茎鞘非结构性碳水化合物含量与每穗总粒数呈显著正相关关系。

关键词: 水稻; 无效分蘖; 产量; 非结构性碳水化合物; 物理限制

中图分类号: S511.044

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2015)03-0229-05

Effects of physical restriction to ineffective tiller on non-structural-carbohydrates accumulation and yields of rice

Pan Shenggang^{1,2}, Wu Yingyi^{1*}, Xiao Yao¹, Chen Yanhong¹, Tian Hua^{1,2}, Xiao Lizhong^{1,2}, Tang Xiangru^{1,2**}

(1.College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2.Scientific Observing and Experimental Station of Crop Cultivation in South China, Ministry of Agriculture, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Effects of physical restriction to ineffective tiller on non-structural-carbohydrates accumulation (NSC) and yields were studied by a pot experiment with water culture based on two rice cultivars, Peizataifeng and Yuejingsimiao. Physical restriction were conducted by designing different transplanting holes, they were 20 mm, 28 mm and 35 mm, denoted as D₁, D₂ and D₃, respectively. Compared to D₁ and D₃, percentage of valid panicle, total grain number per panicle and yields of Peizataifeng and Yuejingsimiao from D₂ were significantly increased. NSC in stem and sheath from D₂ and D₃ were remarkably higher than those of D₁. The larger leaf area and NSC in stem and sheath of Peizataifeng and Yuejingsimiao were from D₃. However, the higher NSC in stem and sheath of Peizataifeng and Yuejingsimiao were mainly transferred to vegetative organ, instead of to yield formation. And there was also significantly positive correlation between total grain number per panicle and NSC in stem and sheath at panicle initiation stage of Peizataifeng and Yuejingsimiao.

Keywords: rice; ineffective tiller; yield; non-structural-carbohydrates; physical restriction

分蘖能力是水稻的重要特性之一,也是决定水稻产量的重要因素^[1-2]。水稻分蘖分为有效分蘖和无效分蘖^[3]。水稻的产量由单位面积总穗数、每穗总粒数、结实率和千粒重共同决定。光合产物在各器官间的分配会影响水稻的产量^[4]。可溶性糖和淀

粉等非结构性碳水化合物与水稻籽粒灌浆结实有很大的关系,抽穗前茎鞘储存的非结构性碳水化合物对产量的贡献为 10%~30%,抽穗后光合作用产物对产量的贡献为 70%~90%^[3,5]。水稻抽穗前后积累的干物质以一次低位分蘖和二次低位分蘖为主。

收稿日期: 2014-10-08

修回日期: 2015-05-10

基金项目: 广东省科技计划项目(2004B20101007); 教育部新教师基金项目(20124404120009)

作者简介: 潘圣刚(1976—), 博士, 副教授, 主要从事水稻栽培生理研究, panshenggang@scau.edu.cn; *为并列第一作者, 吴颖仪, 本科生;

**通信作者, 唐湘如, 教授, 主要从事水稻栽培生理研究, tangxr@scau.edu.cn

这些分蘖成穗率高,对产量贡献大^[6]。水稻的主茎蘖位分为下、中、上3部分,合理利用中位蘖优势具有显著的增产作用^[7]。无效分蘖会与有效分蘖竞争养分、土壤和阳光等,最终影响到水稻产量^[8-9]。控制水稻中期无效分蘖的生长可以优化水稻生长后期的群体结构,提高水稻的光合能力和促进大穗的发育^[10]。水稻产量潜力的提高不能通过消除无效分蘖来实现^[11]。为了研究无效分蘖对不同基因型水稻的产量和非结构性碳水化合物积累的影响,本试验中通过设计不同孔穴直径,采用物理限制的方法抑制水稻的无效分蘖,研究无效分蘖对不同基因型水稻的产量和非结构性碳水化合物积累的影响。

1 材料和方法

1.1 材料

试验材料选用的超级杂交稻培杂泰丰和常规稻粤晶丝苗(分别简称为PZ、YJ),由华南农业大学农学院水稻研究室提供。

1.2 试验设计

试验于2013年春季在华南农业大学农学院盆栽场进行。采用水培法,在体积为7L的塑料桶上放置5mm厚木板用来固定秧苗,每个木板等距离设置3个圆形孔穴。圆形孔穴的直径分别为20、28、35mm(根据电钻钻头的实际尺寸设计,以方便钻孔,依次记为D₁、D₂、D₃)。每个圆形孔穴插2个基本苗。孔穴空隙用海绵固定,各处理分别记作PZD₁、PZD₂、PZD₃、YJD₁、YJD₂、YJD₃,每个处理各栽插15盆。营养液配制方法采用国际水稻所配方^[12],其他栽培管理措施同水稻的常规栽培。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 叶面积

在水稻的幼穗分化期、抽穗期、成熟期分别取

样6穴,将茎鞘和叶片分开,测定部分叶片的长和宽,用“长×宽×校正系数”法求出其叶面积。校正系数取0.75。将已测叶片于105℃杀青30min,再转至80℃烘干,称其质量,采用重量法计算总叶面积。

1.3.2 生物量(叶片和茎鞘)

在幼穗分化期、抽穗期、成熟期分别取样6穴,将水稻植株地上部分按茎、鞘、叶、穗分开,置于105℃烘箱中杀青30min,在80℃条件下烘干至恒重,冷却至室温后用1/1000电子天平称其干重。

1.3.3 茎鞘可溶性糖和淀粉的含量

将各时期待测的茎鞘烘干粉碎,过孔径0.150mm筛。称取一定量的烘干样品,置于10mL离心管中,用前人的方法^[13]提取,并测定可溶性糖和淀粉含量。可溶性糖和淀粉的含量之和即为非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)含量。

1.3.4 茎鞘还原性糖含量

将各时期待测的茎鞘烘干、粉碎,过孔径0.150mm筛,采用3,5-二硝基比色法测定^[14]茎鞘还原性糖含量。

1.3.5 室内考种项目

谷粒成熟时,各处理取样12穴,单独脱粒、晒干,称量,换算出每穴实际产量(含水量为14%)。根据各处理的平均有效穗,选取5穴带到室内考种,考察穗部的穗粒数、结实率(空粒率,秕谷率)及千粒重等指标。

2 结果与分析

2.1 各处理水稻的产量及产量构成因子

由表1可见,PZD₂处理水稻的收获产量显著高于PZD₁和PZD₃处理,YJD₂处理水稻的收获产量

表1 各处理水稻的每穴产量及产量构成因子

Table 1 Yield and its components at different treatments

处理	高峰苗数/个	有效穗数	成穗率/%	每穗总粒数	结实率/%	千粒重/g	收获产量/g
PZD ₁	11.44 b	10.50	91.75 a	156.07 b	83.26 b	18.95 b	24.70 b
PZD ₂	12.67 b	11.67	92.13 a	173.29 a	79.45 c	19.72 b	27.31 a
PZD ₃	14.09 a	10.20	72.39 b	137.06 c	88.24 a	20.53 a	23.99 b
YJD ₁	10.33 b	9.67 b	93.58 a	156.06 b	86.90 b	20.11 b	27.40 b
YJD ₂	12.00 a	12.10 a	97.35 a	170.87 a	89.01 a	20.90 ab	31.82 a
YJD ₃	12.85 a	12.00 a	88.63 b	141.25 b	89.08 a	21.37 a	27.23 b

数字后不同小写字母示差异达5%显著水平,下同。

显著高于 YJD₁ 和 YJD₃ 处理；PZD₂ 处理水稻的成穗率和每穗总粒数均显著高于 PZD₃ 处理，YJD₂ 处理水稻的成穗率和每穗总粒数均显著高于 YJD₃ 处理，PZD₃ 处理水稻的高峰苗数显著高于 PZD₁ 处理，YJD₃ 处理水稻的高峰苗数显著高于 YJD₁ 处理。

2.2 各处理水稻的非结构性碳水化合物含量

由表 2 可见，PZD₂ 处理水稻幼穗分化期和成熟期可溶性糖含量显著高于 PZD₁ 处理，幼穗分化期淀粉含量也显著高于 PZD₁、PZD₃ 处理；PZD₂ 处理水稻幼穗分化期、抽穗期和成熟期非结构性碳含量均显著高于 PZD₁ 处理。YJD₂ 处理抽穗期水稻植株

可溶性糖含量显著高于 YJD₃，与 YJD₁ 处理的差异无统计学意义，成熟期 YJD₂ 与 YJD₃ 处理水稻植株的可溶性糖含量显著高于 YJD₁ 处理；YJD₃ 处理水稻植株幼穗分化期的非结构性碳含量最高，显著高于 YJD₂ 与 YJD₁ 处理，而抽穗期 YJD₂ 处理水稻植株的非结构性碳含量最高，显著高于 YJD₃ 处理。可见，PZD₂ 和 YJD₂ 处理水稻茎鞘在抽穗期的非结构性碳积累量较大，各处理对水稻培杂泰丰和粤晶丝苗不同生育时期可溶性糖含量、淀粉含量以及非结构性碳含量均产生显著影响。

表 2 各处理水稻的非结构性碳水化合物含量

处理	可溶性糖含量			淀粉含量			非结构性碳含量		
	幼穗分化期	抽穗期	成熟期	幼穗分化期	抽穗期	成熟期	幼穗分化期	抽穗期	成熟期
PZD ₁	5.57 b	12.41	9.00 b	3.73 b	5.12	5.19	9.31 c	17.53 b	14.19 b
PZD ₂	11.70 a	14.81	19.52 a	4.86 a	5.20	5.49	16.56 a	20.01 a	25.01 a
PZD ₃	7.72 b	14.75	18.31 a	3.56 b	6.04	5.83	11.29 b	20.80 a	24.15 a
YJD ₁	9.78	14.46 a	7.50 b	3.56 b	4.94	6.19	13.34 c	19.39 a	13.69 b
YJD ₂	10.84	14.36 a	20.71 a	3.62 b	5.23	7.36	14.46 b	19.59 a	28.08 a
YJD ₃	10.38	12.53 b	19.35 a	4.79 a	4.88	7.19	15.17 a	17.41 b	26.54 a

2.3 各处理水稻不同生育时期的叶面积和生物量

2.3.1 幼穗分化期的叶面积和生物量

由表 3 可见，PZD₂ 处理水稻的叶片总面积、根系干重和根冠比均显著高于 PZD₁，YJD₂ 处理水稻的叶片总面积、根系干重和根冠比均显著高于 YJD₁ 处理，而 PZD₃ 与 PZD₂ 处理之间、YJD₃ 与 YJD₂

处理之间的叶片总面积差异均无统计学意义；PZD₁ 处理水稻的比叶重最大，显著高于 PZD₂、PZD₃ 处理。可见，抑制水稻的无效分蘖对水稻培杂泰丰和粤晶丝苗的叶片总面积、根系干重、比叶重和根冠比均产生显著影响。

表 3 各处理水稻幼穗分化期每穴的叶面积和生物量

处理	叶片总面积/cm ²	叶片干重/g	茎鞘干重/g	根系干重/g	比叶重/(mg·cm ⁻²)	根冠比/%
PZD ₁	1 195.10 b	4.86	5.54	0.67 b	4.06 a	6.56 c
PZD ₂	1 413.59 a	4.30	4.31	1.40 a	3.06 b	16.37 a
PZD ₃	1 375.69 ab	4.42	5.38	0.86 b	3.21 b	8.80 b
YJD ₁	1 002.25 b	3.81	4.85	0.73 b	3.80	7.95 b
YJD ₂	1 212.54 a	4.50	4.40	1.35 a	3.71	13.90 a
YJD ₃	1 288.62 a	4.64	4.66	1.12 a	3.60	12.03 a

2.3.2 各处理水稻抽穗期的叶面积和生物量

由表 4 可见，PZD₂ 处理水稻抽穗期的叶片总面积、叶片干重、茎鞘干重、根系干重和根冠比均显著高于 PZD₁ 处理，而 PZD₃ 与 PZD₂ 处理间的差异无统计学意义；YJD₂ 处理水稻抽穗期的叶片总面

积、叶片干重、茎鞘干重和根系干重均显著高于 YJD₁ 处理，而 YJD₃ 和 YJD₂ 处理间的差异无统计学意义。可见，抑制水稻的无效分蘖对水稻培杂泰丰和粤晶丝苗的叶片总面积、叶片干重、茎鞘干重、根系干重和根冠比均产生显著影响。

表 4 各处理水稻抽穗期每穴的叶面积和生物量

Table 4 Differences of leaf area and biomass at different treatments

处理	叶片总面积/cm ²	叶片干重/g	茎鞘干重/g	根系干重/g	比叶重/(mg·cm ⁻²)	根冠比/%
PZD ₁	1 234.22 b	5.93 b	16.54 b	1.78 b	4.81 a	5.14 b
PZD ₂	2 269.77 a	9.69 a	23.02 a	2.91 a	4.52 ab	8.93 a
PZD ₃	2 138.49 a	8.78 a	21.55 a	2.86 a	4.11 b	9.47 a
YJD ₁	1 552.72 b	7.32 b	20.08 b	1.87 b	4.94 a	6.77 b
YJD ₂	2 099.90 a	10.19 a	28.54 a	3.50 a	4.85 a	9.17 ab
YJD ₃	1 752.72 ab	9.90 a	31.95 a	4.36 a	4.76 a	10.55 a

2.3.3 各处理水稻成熟期的叶面积和生物量

由表 5 可见, PZD₃ 处理水稻成熟期叶片总面积、叶片总干重和根系总干重均显著大于 PZD₁ 处理, YJD₃ 处理水稻成熟期叶片总面积、叶片总干重和根系总干重均显著大于 YJD₁ 处理, 而 PZD₃ 处理水稻叶片的比叶重显著低于 PZD₁ 处理, YJD₃ 处理水稻叶片的比叶重显著低于 YJD₁ 处理。PZD₂ 处理

水稻成熟期叶片的根冠比显著大于 PZD₁ 处理, YJD₂ 水稻成熟期叶片的根冠比显著大于 YJD₁ 处理。水稻粤晶丝苗的叶片总面积、叶片干重、根系干重以及根冠比均明显大于水稻培杂泰丰的, 这表明抑制水稻的无效分蘖对不同基因型水稻影响的效果不同。

表 5 各处理水稻成熟期的每穴叶面积和生物量

Table 5 Leaf area and biomass at different treatments

处理	叶片总面积/cm ²	叶片干重/g	茎鞘干重/g	根系干重/g	比叶重/(mg·cm ⁻²)	根冠比/%
PZD ₁	1 166.89 b	6.38 b	25.03 a	2.70 b	5.46 a	8.51 b
PZD ₂	1 367.01 b	6.88 b	22.17 b	3.66 ab	5.05 b	13.54 a
PZD ₃	1 786.26 a	8.93 a	28.39 a	4.03 a	5.03 b	10.91 ab
YJD ₁	1 318.44 c	7.20 b	18.89 b	3.37 b	5.50 a	11.29 b
YJD ₂	1 513.26 b	7.73 ab	24.31 a	5.14 a	5.11 b	16.15 a
YJD ₃	1 846.98 a	8.29 a	27.27 a	4.68 a	4.49 c	13.11 b

2.4 水稻产量构成因子的相关性分析

相关分析结果(图 1)表明, 在一定范围内, 水稻培杂泰丰和粤晶丝苗的千粒重与抽穗期茎鞘非结构性碳水化合物积累量呈正相关, 相关系数 R² 分别为 0.733 3 和 0.706 6, 表明抽穗期茎鞘中积累的非结构性碳含量对水稻培杂泰丰和粤晶丝苗的千粒重起决定性作用。

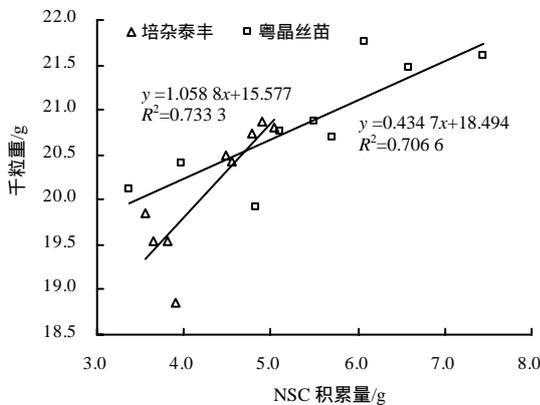


图 1 水稻抽穗期每穴的茎鞘非结构性碳水化合物积累量与千粒重的关系

Fig.1 Correlation between NSC in stem & sheath and 1 000-grain-weight in heading period at different treatments

3 结论与讨论

抑制无效分蘖对水稻产量及产量构成因素的影响。合理调控分蘖是水稻高产的必要措施, 因为分蘖数太少会导致收获时的总穗数不足; 分蘖数太多, 又会引起成穗率下降, 每穗颖花数减少, 结实率降低, 最终导致水稻减产^[15-16]。优化施肥方案可以控制水稻的无效分蘖, 增加水稻的有效穗数和提高水稻的产量^[17-18]。也有学者认为抑制水稻的无效分蘖不会增加水稻的产量^[11]。本试验结果表明, 适度控制无效分蘖(PZD₂和 YJD₂)可以显著提高水稻的成穗率和每穗总粒数, 进而显著增加水稻的产量。

抑制无效分蘖对水稻非结构性碳水化合物的影响。不施氮处理水稻抽穗期茎鞘中非结构性碳水化合物的浓度、积累量及其对产量的表观贡献率均显著高于正常施氮处理^[19]。增加穗肥施氮量使水稻器官氮素积累加强, 却使非结构性碳水化合物的积累推迟^[20]。本试验结果表明, 水稻培杂泰丰和粤晶丝苗抽穗期茎鞘非结构性碳含量与千粒重间存在显著的正相关关系, 相关系数分别为 0.733 和 0.706, 表

明水稻培杂泰丰和粤晶丝苗抽穗期茎鞘非结构性碳含量对水稻的千粒重产生了显著影响。

抑制无效分蘖对水稻不同时期叶面积和生物量的影响。人工去除无效分蘖或者是物理限制无效分蘖会引起水稻齐穗期叶面积和生物量降低,但对水稻产量的影响不明显^[11]。过度限制无效分蘖(D₁)也导致水稻培杂泰丰和粤晶丝苗叶片总面积和叶片总干重显著降低,根系总干重显著降低,因此,对水稻生长发育产生不良影响。这可能与试验水稻品种的分蘖特性和限制程度有关,对此需进一步研究。

本试验结果表明,无论是培杂泰丰还是粤晶丝苗,适当限制无效分蘖(D₂处理)对水稻生长发育和产量提高都能产生积极的影响,因此,在水稻种植时选择疏松度适宜的土壤,不仅有利于促进水稻茎鞘非结构性碳含量的积累,而且还可以充分利用光合产物,提高水稻的产量。过硬、板结比较严重的土壤会抑制水稻的生长发育和茎鞘非结构性碳含量的积累,从而不利于产量的提高。过于疏松的土壤虽然能够促进水稻抽穗后茎鞘非结构性碳含量的提高,水稻叶片总面积增大,但是,过于疏松的土壤容易引起水稻高峰苗过高,无效分蘖增多,浪费过多的光合产物,成穗率降低,也不利于水稻产量的提高。

参考文献:

- [1] Miller B, Hill J, Roberts S. Plant population effects on growth and yield in water-seeded rice[J]. *Agronomy Journal*, 1991, 83: 291-297.
- [2] Li X, Qian Q, Fu Z, et al. Control of tillering in rice[J]. *Nature*, 2003, 422: 618-621.
- [3] 官春云. 现代作物栽培学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2011.
- [4] 潘圣刚, 黄胜奇, 张帆, 等. 超高产栽培杂交中籼稻生长发育特性研究[J]. *作物学报*, 2011, 37(3): 537-544.
- [5] Wei F T, Tao H B, Wang P. Relationship of non-structure carbohydrate production and yield components of aerobic rice, Handao 297[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(12): 2135-2142.
- [6] 胡蓉. 杂交水稻不同栽培方式分蘖成穗规律比较及其产量的关系[D]. 成都: 四川农业大学, 2011.
- [7] 周汉良, 鲁学林, 郑秋玲. 水稻中位蘖的分蘖规律与生产力研究[J]. *华北农学报*, 2000, 15(2): 112-117.
- [8] Nuruzzaman M, Yamamoto Y, Nitta Y, et al. Varietal differences in tillering ability of fourteen japonica and indica rice varieties[J]. *Soil Science Plant Nutrition*, 2000, 46: 381-391.
- [9] Pasuquin E, Lafarge T, Tubana B. Transplanting young seedlings in irrigated rice fields: Early and high tiller production enhanced grain yield[J]. *Field Crops Research*, 2008, 105: 141-155.
- [10] Jiang P, Hong X, Fen L, et al. Transportation and distribution of assimilation product in rice plant individuals by using ¹⁴C glucose[J]. *Acta Agric Zhejiensis*, 1994(6): 65-70.
- [11] Ao H J, Peng S B, Zou Y B, et al. Reduction of unproductive tillers did not increase the grain yield of irrigated rice[J]. *Field Crops Research*, 2010, 116: 108-115.
- [12] Yoshida S. *Fundamentals of Rice Crop Science*[M]. Los Banos: International Rice Research Institute Press, 1981.
- [13] Yoshida S. Physiological aspects of grain yield[J]. *Annu Rev Plant Physiological*, 1972, 23: 437-464.
- [14] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1999.
- [15] 唐塘. 干旱和氮肥处理对灌浆期水稻茎鞘非结构性同化物积累的影响[J]. *湖北农业科学*, 2010, 49(11): 2686-2689.
- [16] Peng S B, Khush G S, Virk P, et al. Progress in ideotype breeding to increase rice yield potential[J]. *Field Crops Research*, 2008, 108: 32-38.
- [17] 吕宏斌, 宁波, 李政芳, 等. 提高优质水稻耿粳1号产量的优化施肥方案[J]. *湖南农业大学学报: 自然科学版*, 2013, 39(3): 228-231.
- [18] 肖汉乾, 屠乃美, 关广晟, 等. 烟-稻复种制下烟秆还田对晚稻生产的效应[J]. *湖南农业大学学报: 自然科学版*, 2008, 34(2): 154-159.
- [19] 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[D]. 武汉: 华中农业大学, 2010: 34-49.
- [20] 李刚华, 王惠芝, 王绍华, 等. 穗肥对水稻穗分化期碳氮代谢及颖花数的影响[J]. *南京农业大学学报*, 2010, 33(1): 1-5.

责任编辑: 王赛群

英文编辑: 王 库