

· 试验研究 ·

不同栽培模式对不同穗位籽粒填充的影响

陈 炜^{1,2}, 邓西平²

(1. 宝鸡文理学院 陕西省灾害监测与机理模拟重点实验室, 陕西 宝鸡 721013; 2. 中国科学院水利部水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

摘 要:为探索不同栽培模式下冬小麦不同穗位籽粒灌浆过程中光合同化物填充的规律, 在中国科学院长武农业生态试验站, 研究了 3 种不同栽培模式对不同穗位籽粒灌浆的影响。结果表明, 灌浆过程中不同穗位籽粒重量的积累呈现出“慢—快—慢”的变化趋势, 不同栽培模式通过调控灌浆速率和灌浆持续时间, 影响最终籽粒重量。在不同栽培模式中, 由于栽培模式 2(CM2) 中有机肥的使用, 增加了籽粒的灌浆速率并且延长了灌浆持续时间, 有助于栽培模式 2 中单穗籽粒产量的提高; 不同穗位籽粒中, 由于中部籽粒有较大的潜在库容(穗粒数和籽粒体积), 而下 4 小穗主要是由强势粒构成, 而上 4 小穗主要是由弱势粒构成, 从而导致中部籽粒的重量最高, 其次为下 4 小穗籽粒, 而上 4 小穗籽粒的重量最低。虽然 CM2 籽粒重量和潜在库容最大, 但籽粒填充指数却限制了籽粒重量进一步的提高, 表明在灌浆过程中光合源器官固定的光合同化物不能满足库器官对灌浆物质的需求。源端光合同化物的固定与库端光合同化物需求的不匹配, 在一定程度上说明在长武地区冬小麦源器官固定同化物能力的不足是限制该地区冬小麦高产的一个主要因素。因此, 提高该地区小麦产量应结合当地的生态条件采取相应的栽培措施降低库器官对冬小麦产量提高的限制, 提高籽粒灌浆过程中, 光合同化物在库器官中的积累。

关键词:冬小麦; 不同穗位籽粒; 灌浆过程; 潜在库容; 籽粒填充指数

籽粒填充的过程是源器官光合同化物以液流的形式源源不断地从源器官输送到穗部的过程^[1]。灌浆持续时间和灌浆速率是影响灌浆进程的两个重要因素, 籽粒重量可以被看作为在灌浆持续时间内, 光合同化物在库器官中的积累^[2]。许多研究者通过 Logistic 生长方程, 分析不同条件下籽粒灌浆持续时间和灌浆速率的变化^[3~5], 同时在籽粒灌浆过程中, 籽粒的体积也发生变化, 而小麦籽粒大小是粒重高低的重要决定因子^[6]。

小麦粒重是籽粒产量重要的组成部分、籽粒的充实度直接关系到最终产量的形成。有研究表明籽粒重量与灌浆持续时间和灌浆速率均呈正相关^[7], 同时籽粒体积与粒重也呈正相关的关系^[8]。小麦粒重的高低因其在穗上不同的位置, 存在较大的差异, 根据其不同的位置、重量和光合物积累能力可将其分为强势粒和弱势粒。强势粒粒重大, 灌浆速率快, 而弱势粒粒重小, 灌浆速率慢^[9~11]。国内外学者进行了大量关于强弱势粒在灌浆过程规律的研究, 主要包括不同施氮量对强弱势粒粒重的影响^[2,3], 强弱势粒在蔗糖—淀粉代谢途径关键酶活性和相关基因表达量上的差

异^[9]以及调控相关酶活性在激素水平上的异同^[10,11]。然而根据按照位置划分强势粒和弱势粒的方法, 一部分籽粒既不属于强势粒, 也不属于弱势粒^[12,13]。

关于不同栽培模式对冬小麦不同穗位籽粒填充的影响相对较少, 且主要为施肥量, 耕作方式等单一因素试验, 不同的施肥方式, 改变了土壤提供氮元素的能力^[14], 而不同的耕作方式改变了土壤水分, 温度, 土壤微生物的活力等性质, 促进作物根系生长, 影响小麦产量^[15]。不同的覆盖措施, 影响作物生长发育过程中土壤水分和温度的变化, 最终影响冬小麦的产量^[16]。然而在小麦实际生产中, 冬小麦的生长往往受到诸如施肥方式, 覆盖措施和耕作方法等多方面共同的影响。冬小麦的高产是环境、栽培、耕作、管理等多因素共同作用的结果。因此, 笔者根据长武地区生态条件、不同耕作和栽培等因素, 综合优化了 3 种不同的栽培模式, 通过田间试验明确冬小麦灌浆过程中不同穗位籽粒干物质积累, 灌浆特性和籽粒填充的变化规律。以期为该地区冬小麦籽粒灌浆过程中库器官的高效填充提供理论依据。

收稿日期: 2018-03-16 修回日期: 2018-03-28

基金项目: 宝鸡文理学院重点科研项目(ZK16066) 国家重点基础研究发展计划(973 计划)(2015CB150402)。

第一作者简介: 陈 炜(1983-), 男, 陕西西安人, 讲师, 研究方向为作物生理生态。

通信作者: 邓西平(1959-), 男, 陕西西安人, 研究员, 研究方向为植物生理生态。

1 材料与方 法

1.1 供试材料和试验设计

试验于 2011—2012 年在中国科学院长武农业生态试验站(35°12'N,107°40'E)进行。试验田土质为黑垆土,土壤密度平均为 1.35 g·cm⁻³,耕层 pH 为 8.4,有机质含量为 11.8 g·kg⁻¹,全氮含量为 0.87 g·kg⁻¹,速效磷含量为 14.4 mg·kg⁻¹,速效钾含量为 144.6 mg·kg⁻¹。试验设置 3 种栽培模式,优化栽培模式(CM1):氮肥(120+75) kg·hm⁻²,不施有机肥,进行保护性耕作处理;高产栽培模式(CM2):氮肥(120+75) kg·hm⁻²,施有机肥(牛粪)4.5 t·hm⁻²,夏闲期进行秸秆覆盖,播种时秸秆还田;高效栽培模式(CM3):氮肥 150 kg·hm⁻²,以农民正常耕作为主,夏闲期进行地膜覆盖,播种时移除地膜。上述栽培模式中磷肥水平均为 120 kg·hm⁻²,追氮时期为拔节期。选用上述 3 种栽培模式的主要原因是通过调控氮肥(氮肥后移),增加后期冬小麦对氮素的需要;该地区降雨分布不均,通过不同的覆盖措施,增加土壤的存水量;通过秸秆还田和有机肥的使用增加土壤有机质含量,改善土壤的养分状况和理化性质。采用随机区组设计和排列,小区面积为 136 m²,行距 20 cm,4 次重复,整个生育期无灌溉。供试冬小麦为当地主栽种冬小麦品种‘长旱 58’。2011 年 7 月到 2012 年 6 月试验区总降雨量为 666.8 mm,然而约 28%的降雨发生在夏闲期(图 1)。

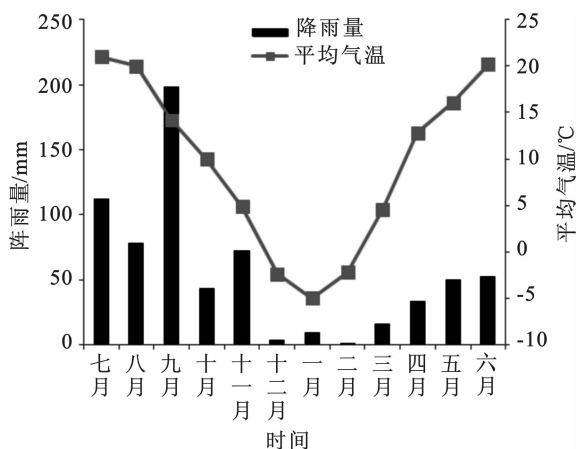


图 1 2011—2102 生育期内降雨量和平均温度

1.2 测定项目与方法

1.2.1 籽粒体积,干重的测定和灌浆参数的确定

于小麦开花期在各小区标记长势一致、同一日开花的麦穗 200 个。自开花期至成熟期每隔 5d 取标记的麦穗 40 个,用于籽粒重量和体积的测定。其中每穗自基部第 1 个小穗至顶小穗依次编

号,将麦穗划分为下 4 小穗、中部小穗、上 4 小穗。人工剥离籽粒,用排水法测定其鲜体积。用 Richards^[17]方程按照徐莹等^[4]的描述对籽粒灌浆进行拟合,计算灌浆相关参数。

1.2.2 籽粒填充的计算 参照张嵩午^[18]等方法进行计算。

单穗潜在库容(Latent Storage Capacity)=每穗粒数×籽粒库容;

籽粒充实指数(Kernel's Filling Index)=千粒重/(籽粒库容×1000)。其中单个鲜粒体积为籽粒库容。

1.3 数据分析

数据采用 Microsoft Excel 2007 和 SPSS20.0 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 不同栽培模式对不同小穗干重积累的影响

不同栽培模式下小麦花后小穗干重积累量的变化趋势基本一致(图 2-A),均呈现出随着灌浆过程的进行,重量持续增加。其中,CM2 小穗重量高于其他栽培模式,可能是由于有机肥的使用,增加了小麦源器官光合同化物积累的能力和库器官中淀粉合成积累的能力;不同小穗重量,以中部小穗重量最高(图 2-A-2),其次为下 4 小穗(图 2-A-3),而上 4 小穗重量最低(图 2-A-1)。主要的原因是由于中部小穗中,粒数最高(表 1);而在上 4 小穗和小 4 小穗之间,前者主要是有弱势粒构成,后者则主要是由强势粒构成。而强势粒籽粒重量高于弱势粒,从而导致上 4 小穗重量低于下 4 小穗重量。不同栽培模式显著影响了收获时穗粒数,以 CM2 穗粒数最高为 46.6,比 CM1 和 CM3 分别增加 16.8%和 9.1%,差异达到显著水平,但是 CM1 和 CM3 之间差异不显著。虽然 CM2 显著的提高了穗粒数,但是不同栽培模式对不同位置穗粒数的影响不同,不同栽培模式对上 4 小穗穗粒数的影响差异不显著,并且呈现出 CM2>CM1>CM3 的趋势,而对中部小穗和下 4 小穗籽粒的影响存在显著的差异,并且呈现出

表 1 不同栽培模式对不同穗位籽粒粒数的影响

栽培模式	总粒数	上 4 小穗粒数	中部小穗粒数	下 4 小穗粒数
CM1	39.9b	7.07a	22.5b	10.4b
CM2	46.6a	7.17a	28.3a	11.1a
CM3	42.7b	6.86a	25.2ab	10.6ab

注:同列数据后不同小写字母表示不同栽培模式间差异显著(P<0.05)。

CM2>CM3>CM1 的趋势,可能是由于 CM1 和

CM3 两种栽培模式中,前者影响了氮肥的利用,而后者通过夏闲期地膜的覆盖,增加了土壤含

水量。

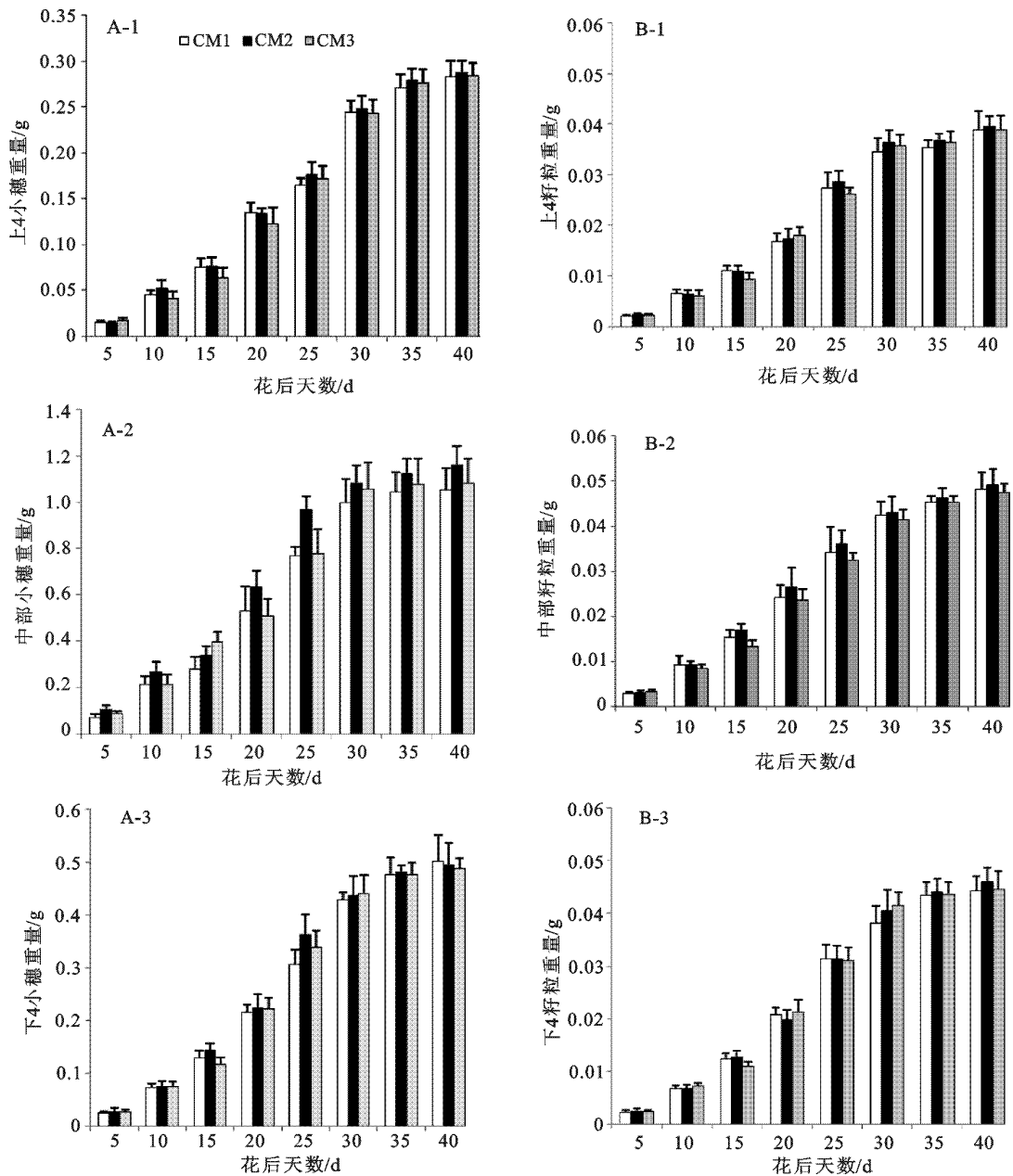


图2 不同栽培模式对不同位置小穗重量(A)和粒重(B)的影响

2.2 不同栽培模式对收获时籽粒重量的影响

不同栽培模式之间,由于不同穗位籽粒的重量和比例不同,最终引起单穗粒重量之间的差异(图3)。不同栽培模式显著影响了收获时籽粒的重量,表现为 $CM2 > CM1 > CM3$,其中CM2显著增加了籽粒的重量,比CM1和CM3分别增加了2.73%和2.97%(图3)。不同穗位之间,以中部小穗籽粒重量最高,其次为下4小穗籽粒,而上4小穗籽粒重量最低。而CM3降低了上4小穗籽粒的比例,增加了中部和下4小穗籽粒的比例,由于中部和下部主要为强势粒,而强势粒籽粒有较强的干物质积累和合成能力,有助于该栽培模式

下,收获时获得较高的籽粒重量。

2.3 不同栽培模式对籽粒灌浆特性的影响

在籽粒灌浆过程中,不同穗位籽粒重量均呈现“慢—快—慢”的“S”型曲线变化(图2-B)。灌浆初期,籽粒重量增速较慢,随着灌浆过程的进行,籽粒重量积累速度增加,到灌浆后期,籽粒增长速度变慢。不同栽培模式下,不同穗位籽粒灌浆过程的Logistic方程的相关系数(r)均大于0.990,达到极显著水平,拟合度好(表2)。不同栽培模式之间,以CM2的理论最大干重(W_0)值最高,其次为CM1,而CM3理论最大干重最低;不同穗位之间的籽粒,以中部籽粒 W_0 最大,其次

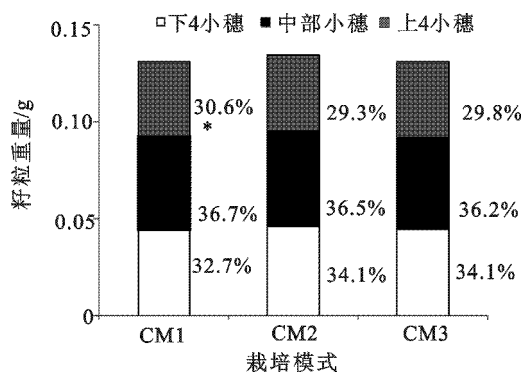


图 3 不同栽培模式对收获时籽粒重量和比例的影响

* 柱状图旁的数字表示不同穗位籽粒重量占全部籽粒重量的比例

表 2 不同栽培模式下不同穗位籽粒的灌浆参数

栽培模式	籽位	方程参数					
		W ₀ /g	G _{max} /(mg grain ⁻¹ · d ⁻¹)	G _{mean} /(mg grain ⁻¹ · d ⁻¹)	T _{total} /d	T _{max} /d	r
CM1	GIT4S	0.040	1.71	0.837	45.48	20.11	0.9969
	GIMS	0.049	1.98	1.010	48.51	20.87	0.9991
	GIB4S	0.047	1.99	0.969	46.43	20.94	0.9994
CM2	GIT4S	0.041	1.88	0.896	46.73	20.83	0.9965
	GIMS	0.050	2.08	1.062	48.97	21.49	0.9995
	GIB4S	0.048	2.05	0.992	48.37	22.01	0.9988
CM3	GIT4S	0.040	1.81	0.861	46.47	20.09	0.9973
	GIMS	0.048	1.97	1.034	48.46	20.93	0.9993
	GIB4S	0.046	2.19	0.991	47.46	21.06	0.9977

注:A. 理论最大干重;G_{max}:最大灌浆速率;G_{mean}:平均灌浆速率;T_{total}:灌浆持续时间;T_{max}:达到最大灌浆速率的时间;r. 相关系数;GIT4S:上4小穗籽粒;GIMS:中部小穗籽粒;GIB4S:下4小穗籽粒。

2.4 不同栽培模式对潜在库容和籽粒充实指数的影响

不同栽培模式之间,以 CM2 下中部籽粒潜在库容最高,而 CM1 和 CM3 之间差异不大,不同栽培模式主要影响中、下部籽粒的潜在库容,对上部籽粒影响较小(图 4-A)。在不同穗位籽粒中,以中部籽粒潜在库容最大,主要的原因是由于在笔者试验中,中部籽粒穗数较高,有助于提高籽粒潜在库容。与不同栽培模式对不同穗位籽粒潜在库容影响相似,中部籽粒的填充指数最高,其次为下 4 小穗籽粒,而上 4 小穗籽粒填充指数最低(图 4-B)。不同栽培模式之间,虽然 CM2 的潜在库容最大,但是 CM1 的籽粒填充指数最高。

3 讨论

粒重是小麦产量构成的重要组成部分,籽粒的充实度直接关系到粒重和产量的高低^[1]。许多学者已经对影响籽粒灌浆的因素进行了大量的研究,徐莹等^[4]研究表明,小麦最大灌浆速率和阶段灌浆速率随氮肥的用量呈上述趋势,但超过一定

下 4 小穗籽粒,而上 4 小穗籽粒的 W₀ 最低。不同栽培模式对平均灌浆速率(G_{mean})的影响,与不同栽培模式对 W₀ 的影响一致。以 CM2 下中部籽粒的平均灌浆速率最大。不同栽培模式对灌浆持续天数的影响表现为,CM2 > CM3 > CM1。不同穗位之间,以上 4 小穗籽粒的灌浆持续天数最短,可能是由于在灌浆过程中,光合同化物在籽粒中积累的顺序自上而下的。CM2 增加了籽粒灌浆速率,并且延长了灌浆持续时间,有助于在该栽培模式下籽粒重量的积累。不同穗位籽粒达到最大灌浆速率的时间(T_{max}),以上 4 小穗籽粒的 T_{max} 最短,其次为中部籽粒,最后为下 4 小穗籽粒。

限度后,上述参数提高不显著。在笔者研究中,CM2 显著提高了灌浆速率并且延长了灌浆持续时间,可能的原因是由于在 CM2 中,有机肥的使用显著改善了土壤的理化性状,养分和水分条件^[19,20],延缓了光合器官的衰老,促进花后光合作用的进行同时提高籽粒的灌浆速率,最终增加了籽粒重量。

在籽粒灌浆过程中,由于籽粒在穗部所处的位置不同,导致不同穗位籽粒在灌浆过程中出现了不同步的现象,即所谓的强势粒和弱势粒。笔者试验中不同小穗重量呈现出中部小穗 > 下 4 小穗 > 上 4 小穗,可能的原因是由于中部小穗穗粒数显著高于其他两部分小穗的穗粒数,而下 4 小穗重量 > 上 4 小穗重量可能是由于下 4 小穗主要是由强势粒构成,而上 4 小穗籽粒则主要是由弱势粒构成。不同位置的小穗粒重呈现出显著的粒位效应,以中部小穗粒重最高,其次为下 4 小穗籽粒,而上 4 小穗籽粒重量最低,但在笔者试验中不同穗位籽粒重量差异不大的主要原因可能是由于,笔者试验是按照不同位置对籽粒进行划分,而

中部籽粒中可能既包含强势粒也包含弱势粒,但是仍然以中部籽粒重量最高,可能是由于小麦穗

部粒重的分布具有近中优势,即中部小穗的粒重具有明显优势^[21,22]。

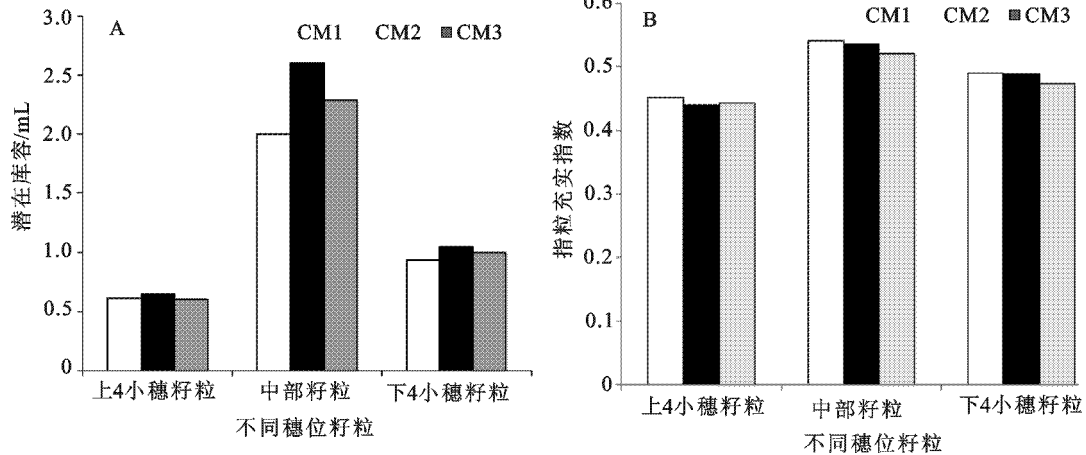


图4 不同栽培模式对收获时不同穗位籽粒潜在库容(LSC)和填充指数(KFI)的影响

较大的潜在库容为获得较高的籽粒重量提供前提,较大的库容表现为穗大和粒多的特点^[23]。在笔者试验中,CM2显著增加了籽粒数,特别是中部小穗的籽粒数,这是该栽培模式下单穗籽粒产量高的一个原因,然而获得高产的另一保障为籽粒高效的填充,即较高的籽粒填充指数。在笔者试验中,虽然CM2中单穗籽粒产量最高,但是粒填充指数较低,可能是由于源器官积累固定的光合同化物不能满足籽粒填充的需要,较低的填充指数,限制了籽粒重量更进一步的增加。源库学说认为,作物产量既取决于源端光合同化物积累合成的能力,又与库器官的大小和库容能力密切相关,只有三者协调发展才能实现高产^[24]。然而在长武地区,有机肥的使用对源端光合同化物积累能力的增加和对库端库容的提高,存在不匹配的问题,导致在该试验中,CM2籽粒填充指数低于其他两种栽培模式。表明该地区源器官仍然是限制该地区冬小麦高产栽培的主要因素。同时也表明在黄土高原旱作农业条件下,冬小麦产量的增益主要来自于源器官的贡献^[25,26],而库器官对籽粒产量增益贡献较少。因此,在该地区,为获得冬小麦的高产栽培,应从库端入手,通过相应的栽培措施或培育新的品种,降低库器官对冬小麦产量提高的限制,同时运用栽培技术或生长调节剂以促进光合同化产物向中、下部(特别是下部)小穗的分配,从源-库两方面提高该地区冬小麦的产量。

参考文献:

[1] 殷春渊,杨海霞,杜彦修,等. 水稻不同部位伤流强度的差异及其与籽粒充实的关系[J]. 作物学报, 2013,39(01):153-163.
 [2] WHAN B R, CARLTON G P, ANDERSON W K. Potential for increasing rate of grain growth in

spring wheat. I. Identification of genetic improvements[J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1996,47(01):17-31.
 [3] 梁海燕,刘迪迪,张娜,等. 干旱胁迫对不同基因型小麦籽粒灌浆及内源激素的影响[J]. 西北农业学报, 2015,24(05):41-47.
 [4] 徐莹,王林林,陈炜,等. 施氮量对旱地小麦强势粒和弱势粒灌浆及产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2013,33(03):489-494.
 [5] 陈庆,吕晓康,李佳,等. 外源亚精胺和乙烯利对干旱胁迫下小麦籽粒灌浆的影响及其生理机制[J]. 西北农业学报, 2017,26(07):998-1006.
 [6] Giura A, Saulescu N N. Chromosomal location of genes controlling grain size in a large grained selection of wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Euphytica, 1996,89:77-80.
 [7] 李世清,邵明安,李紫燕. 小麦籽粒灌浆特征及影响因素的研究进展[J]. 西北植物学报, 2003,23(11):2031-2039.
 [8] Mu? oz M, Calderini D F. Volume, water content, epidermal cell area, and XTH5 expression in growing grains of wheat across ploidy levels[J]. Field Crops Research, 2015,137:30-40
 [9] YANG J C, CAO Y J, HAO Z, et al. Involvement of polyamines in the post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice[J]. Planta, 2008, 228:137-149.
 [10] YANG J C, ZHANG J H, WANG Z Q, et al. Activities of key enzymes in sucrose-to-starch conversion in wheat grains subjected to water deficit during grain filling[J]. Plant Physiology, 2004, 135(03):1621-1629.
 [11] YANG D Q, LUO Y L, NI Y L, et al. Effects of exogenous ABA application on post-anthesis dry matter redistribution and grain starch accumulation of winter wheat with different staygreen characteristics[J]. The Crop Journal, 2014, 2(2-3): 144-153.