

水稻分蘖节位生产力比较

隗 溟* 廖学群 李冬霞 段海龙

西南大学农学与生物科技学院, 南方山地农业教育部工程研究中心, 重庆 400716

摘要 以籼型杂交稻(*Oryza sativa*) ‘汕优63’为供试材料, 在田间单株稀植条件下(100 cm × 50 cm)进行试验, 保留主茎1个节位、2个节位和4个节位, 其中节位处理分低节位、中节位和高节位, 每个植株通过人工去除特定节位分蘖, 都保留16个分蘖穗和相同的一次、二次和三次分蘖的构成。在此条件下研究了主茎和2–9节位一次、二次和三次分蘖的经济产量。试验结果如下: 1)主茎总叶数和穗重随分蘖节位减少和节位上移而增加。2)在相同分蘖节位条件下, 一次分蘖的平均穗重表现为高节位>中节位>低节位; 二次分蘖的平均穗重在1个节位时表现为中节位>高节位>低节位, 在2和4个节位时表现为高节位>中节位>低节位; 三次分蘖的平均穗重在1个节位时表现为中节位>高节位>低节位, 2个节位时表现为中节位>低节位>高节位, 在4个节位时表现为高节位>中节位>低节位。3)整个分蘖穗重的平均值在1个节位时和在2个节位时都表现为中节位>高节位>低节位, 在4个节位时表现为高节位>中节位>低节位。4)分蘖穗重平均值的不整齐度(占主穗的百分比)随着利用节位上升而增加, 但这种趋势随节位数的增加而变缓。上述结果表明, 低节位分蘖尽管出现的时间早, 有更多的叶片数, 但不一定比中、高节位分蘖有更高的经济产量。要正确比较低、中和高节位生产力, 必须在相同分蘖利用节位、相同的分蘖数和相同的分蘖构成前提下。

关键词 水稻, 节位生产力, 超补偿, 分蘖

Comparison of tillering productivity among nodes along the main stem of rice

WEI Ming*, LIAO Xue-Qun, LI Dong-Xia, and DUAN Hai-Long

College of Agronomy and Biotechnology, Engineering Research Center for Agriculture for Southern Mountainous Region of Ministry of Education, Southwest University, Chongqing 400716, China

Abstract

Aims Our objective was to determine the economic yield of the main stem and the primary (P), secondary (S) and tertiary (T) tillers from the 2nd to 9th nodes on the main stem of rice.

Methods We planted rice (*Oryza sativa*) variety ‘Shanyou63’ with one plant per hill (100 cm × 50 cm). Treatments consisted of limiting tillers to one main stem node only, on two or four consecutive main stem nodes at lower (L), middle (M) and upper (U) positions with the same 16 panicles and the constituents of each order tiller per plant.

Important findings The main stem leaf number and panicle weight increased as the number of tillering nodes decreased and tillering nodes shifted higher on the main stem. In the treatments with same number of the specific nodes, the average panicle weight of P was $U > M > L$. The average panicle weight of S was $M > U > L$ in the treatments with one specific node and $U > M > L$ in the treatments with two or four specific nodes. The average panicle weight of T was $M > U > L$ in the treatments with one specific node, $M > L > U$ in the treatments with two specific nodes and $U > M > L$ in the treatments with four specific nodes. Consequently, the average panicle weight of whole tillers was $M > U > L$ and $U > M > L$ for one or two and four specific node(s). These results showed that the economic yield of tillers of L was not necessarily higher than the tillers of M or U, though the tillers of L emerged earlier and had more leaves than the tillers of M and U. Hierarchy (the percentage of mean panicle weight of each order tiller(s) to mean panicle weight of the main stem) of the average panicle weight of tillers increased as the positions of specific nodes shifted higher while the trend was slower as the number of specific nodes increased. These results indicated that in order to compare the productivity of lower, middle and upper nodes on the main stem, number of the tillering nodes and the makeup of tillers must be the same, and without this premise, it seemed that any conclusion was arbitrary.

Key words rice, node productivity, over compensation, tiller

前人对水稻(*Oryza sativa*)分蘖进行了大量的研究, 早期集中在水稻分蘖发生规律及其影响因素的研究(杨开渠, 1955; 丁颖, 1980)。20世纪60年代初以上海植物生理研究所为代表, 对水稻群体茎蘖数量的研究, 明确了单株带一定数量的分蘖是协调穗粒矛盾的重要措施(殷宏章, 1961)。20世纪80年代, 创立了“稀、少、平”栽培方法, 在壮秧少本插基础上, 要求水肥措施使分蘖平稳消长(蒋彭炎等, 1983)。在有效分蘖终止叶龄期(3个关键叶龄之一)基础上创立“叶龄模式”(凌启鸿等, 1994)。进行了水稻群体茎蘖数的模拟研究, 找出最优茎蘖数量变化轨迹与经济产量的关系(黄耀等, 1994; 王夫玉和黄丕生, 1997)。研究了分蘖控制的环境敏感期和高成穗率群体的物质生产特点(蒋彭炎等, 1994)。还对不同农艺措施下高效生产节位分布特点进行了探讨(周汉良, 1994; 严光彬等, 1996; 段海龙等, 2007)。近年来, 在个体钵钵栽培下, 用人工剔除主茎部分一次分蘖, 形成利用主茎分蘖时间早迟、节位高低和数量多少的组合效应方法, 对抽穗时间和节位生产力进行了比较研究。对抽穗期的研究证实: 在适宜发育转变的温、光条件下, 水稻分蘖具有数量、空间(不同分蘖节位间)和时间上的调节作用, 具体表现为“苗促”和“苗控”等现象(隗溟等, 2005)。对节位生产力的研究发现, 主茎低节位(2、3、4节)的分蘖群的有效穗数、叶面积和生物产量能力>中节位(5、6、7节)分蘖群>高节位(7、8、9节)分蘖群, 而平均穗重相反, 高节位分蘖群最高。低节位分蘖是导致分蘖、叶面积和生物产量冗余, 降低繁殖输出率(相当于经济系数)的主要节位, 适度牺牲1-2个低节位分蘖, 保留的中高节位分蘖群(4、5、6、7节)有一定的节位补偿能力, 产生有效穗、叶面积和生物产量的能力虽然较低, 但平均穗重明显增加, 有利于节位生产能力(有效穗数×平均穗重)的2个因素协调发展(李冬霞等, 2006); 由于单株内的分蘖存在节内、节间竞争, 不能准确地比较低、中、高节位生产能力, 现将准确比较的研究报道如下, 以期进一步丰富水稻栽培的生物学基础。

1 材料和方法

于2006-2008年3-9月在西南大学农场进行试验。供试品种为粳型杂交稻‘汕优63’, 试验设计参照Yamamoto (1994)的设计思路, 根据预备试验结果

改进, 调整了部分叶蘖同伸关系; 试验处理分为保留1个节位、保留2个节位和保留4个节位, 分别为主茎上保留低节位、中节位和高节位, 保留1个节位的分蘖构成是第2节、第5节和第8节; 保留2个节位的分蘖构成为2+3节、5+6节和8+9节; 保留4个节位的分蘖构成为2-5节、4-7节和6-9节, 每株总共16个各位、次的分蘖(由2006年预备试验各处理在自然生长条件下每株都能发足25个以上有效穗), 具体的保留顺序(通式)见表1, 共9个处理; 保留低节位的2节位、2+3节位和2-5节位处理的具体分蘖构成如表2, 中节位和高节位可类推。

3月中旬塑料软盘育苗, 2叶期带泥移栽到大田, 单株稀植(100 cm × 50 cm), 每处理2株, 3次重复。田间管理按照传统方法, 用菜饼粉和尿素做追肥, 施肥量相对较高, 相当于20 kg N·667 m⁻², 共施肥6次, 前少中多; 生长期间按常规方法防治病虫害、除草。

每2天人工去蘖一次、用电缆线细丝和塑料标记牌标记, 记录主茎第一片完全叶和每一次分蘖伸出日期, 直至主茎和一次分蘖的剑叶全展, 尽量减少植伤; 定期活体测定主茎和一次分蘖的各叶片长度; 抽穗期和乳熟期用SPAD-502型叶绿素测定仪(Konica Minolta SENSING, Inc., Osaka, Japan)测定剑叶中部的叶绿素含量(SPAD值), 每处理测定5片; 抽穗期用LI-6400便携式光合作用系统(LI-COR, Lincoln, USA)测定叶片光合强度, 每处理测定剑叶5片; 各处理在成熟期按节位收获, 电子天平分别测定主穗、各节位一次、二次和三次分蘖的穗重, 统计颖花数, 按表1的设计, 用加权平均数表示(总体分蘖穗重平均值; 对各级分蘖穗重、平均穗重按随机区组单因素试验, 对相同节位数内高中低节位间进行统计分析。

2 结果和分析

2.1 主茎性状和产量

表3表明, 在利用1、2、4节位数相同、分蘖构成相同(即一次、二次和三次分蘖的组成一致)和分蘖数量相同(有效穗数16个)的前提下(以下简称“三同”条件), 播种至剑叶叶枕平、抽穗时间、叶数、平均叶长、出叶速度、叶伸长的速度、颖花数和主穗重等, 随着利用的分蘖节位的上移都有增加的趋势, 如1节位处理的2N和8N处理间主穗重的, 差异达到了极显著水平; 在利用1、2、4节位数不相同、

表1 试验设计方案: 每一个处理植株上人为保留的分蘖构成

Table 1 Scheme of experimental design: constituents of each order of tillers artificially remained in a rice plant

处理 Treatment	保留一次分蘖节位 Remaining node of primary tiller	保留分蘖的顺序 Order of tiller		
		一次分蘖 Primary tiller	二次分蘖 Secondary tiller	三次分蘖 Tertiary tiller
保留一个节位 Remaining one node	N	TN	TN-1-5	TN-1-1-4 TN-2-1-3 TN-3-1-2 TN-4-1-1
总计 Total		1	5	10
保留二个节位 Remaining two nodes	N N+1	TN T(N+1)	TN-1-4 T(N+1)-1-4	TN-1-1-2 TN-2-1 T(N+1)-1-1-2 T(N+1)-2-1
总计 Total		2	8	6
保留四个节位 Remaining four nodes	N N+1 N+2 N+3	TN T(N+1) T(N+2) T(N+3)	TN-1-2 T(N+1)-1-2 T(N+2)-1-2 T(N+3)-1-2	TN-1-1 T(N+1)-1-1 T(N+2)-1-1 T(N+3)-1-1
总计 Total		4	8	4

N, 主茎上特定的节位; TN, 从主茎第N节位上长出的一次分蘖; TN-1-5, 从TN的1-5节长出的二次分蘖, 按长出的顺序保留五个; TN-1-1-4, 是TN-1的1-4节上长出的三次分蘖, 按长出的顺序保留四个。

N, specific node of main stem; TN, primary tiller emerged from the Nth node on the main stem; TN-1-5, orderly retain secondary tillers emerged from the 1-5 node of TN; TN-1-1-4: orderly retain tertiary tillers from the 1-4 node of TN-1.

表2 保留低节位的2节位、2+3节位和2-5节位处理的分蘖构成

Table 2 Constituents of each order of tillers artificially remained on 2nd, 2nd and 3rd, 2nd to 5th consecutive main stem nodes in a rice plant at lower positions

处理 Treatment	保留一次分蘖节位 Remaining node of primary tiller	保留分蘖的顺序 Order of tiller		
		一次分蘖 Primary tiller	二次分蘖 Secondary tiller	三次分蘖 Tertiary tiller
保留一个节位 Remaining one node			2-1, 2-2, 2-3, 2-4, 2-5	2-1-1, 2-1-2, 2-1-3, 2-1-4 2-2-1, 2-2-2, 2-2-3 2-3-1, 2-3-2 2-4-1
总计 Total	1	2	5	10
保留二个节位 Remaining two nodes	2	2, 3	2-1, 2-2, 2-3, 2-4 3-1, 3-2, 3-3, 3-4	2-1-1, 2-1-2, 2-2-1 3-1-1, 3-1-2, 3-2-1,
总计 Total		2	8	6
保留四个节位 Remaining four nodes	4	2, 3, 4, 5	2-1, 2-2 3-1, 3-2 4-1, 4-2 5-1, 5-2	2-1-1 3-1-1 4-1-1 5-1-1
总计 Total		4	8	4

表注同表1.

Note see Table 1.

分蘖构成不相同, 但分蘖数量相同的前提下比较平均数, 播种至剑叶叶枕平、至抽穗时间、叶数、平均叶长、出叶速度、叶伸长的速度、颖花数和主穗重等随着利用的分蘖节位的增加都有减少的趋势; 而播种至叶枕平的日期与主茎总叶数呈现极显著

的正相关关系($r = 0.9899^{**}$, $n = 9$), 与隗溟等(2005)的研究结果一致; 将表3的9个处理综合一起, 发现叶伸长的速度($\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$)、叶数、平均叶长和播种至剑叶叶枕平时间与主茎颖花数呈正相关关系, 相关系数分别为 $r = 0.9532^{**}$ 、 $r = 0.9458^{**}$ 、 $r = 0.9089^{**}$ 、

表3 与主茎生长和产量相关的性状

Table 3 Some characters related to growth and yield of main stem

处理 Treatment	播种后		主茎高度 (cm)	叶数 Leaf numbers	平均叶长 A.L.B (cm)	出叶速度 L.EM.R (leaf d ⁻¹)	叶伸长速度 L.EL.R (cm·d ⁻¹)	颖花数 N.S	穗重 P.W (g)
	Days from sowing (d)								
	至剑叶叶枕平 P.F.L.E	至抽穗 Heading							
2N	99.6	109.5	74.1	17.2	29.6	0.173	5.11	219	5.77 ^{bb}
5N	100.7	109.7	69.1	18.0	30.2	0.179	5.40	240	6.36 ^{aAB}
8N	103.9	110.9	68.9	19.2	30.1	0.185	5.56	248	6.66 ^{aA}
2+3N	98.4	109.5	77.5	17.0	29.4	0.173	5.08	210	5.41 ^{bb}
5+6N	98.2	108.3	73.2	17.1	29.4	0.174	5.21	226	5.97 ^{aAB}
8+9N	101.7	110.3	70.8	17.8	30.8	0.180	5.39	239	6.40 ^{aA}
2-5N	97.9	108.5	73.1	16.1	27.9	0.114	4.59	193	5.10 ^{ba}
4-7N	99.3	108.3	72.1	16.5	28.0	0.116	4.67	201	5.39 ^{abA}
6-9N	100.7	109.1	74.9	17.3	29.1	0.172	5.00	214	5.70 ^{aA}

在相同节位数内3个处理间比较,小写字母表示存在显著差异($p < 0.05$),大写字母表示存在极显著差异($p < 0.01$)。

A.L.B, average length of blade; H.M.S, height of main stem; L.EL.R, leaf blade elongation rate; L.EM.R, leaf emergence rate; N.S, number of spikelets per spike; P.F.L.E, phyllula of flag leaf emergence; P.W, panicle weight. Three treatments was compared in the same number of the specific node(s), lowercases mean significant difference between each other ($p < 0.05$), capital letters mean extreme significant difference between each other ($p < 0.01$).

表4 保留1个节位处理植株的一次分蘖的性状与产量

Table 4 Characters related to growth and yield of primary tillers in the treatment remained one primary tiller

处理 Treatment	节位 Node	分蘖后天数 Days from tillering (d)		分蘖高度 F.C.L (cm)	叶数 N.B	平均叶长 A.L.B (cm)	出叶速度 L.EM.R (leaf d ⁻¹)	叶伸长速度 L.EL.R (cm·d ⁻¹)	颖花数 N.S	穗重 Panicle weight (g)
		Days from tillering (d)								
		至剑叶叶枕平 P.F.L.E	至抽穗 Heading							
2N	2	76.5	85.7	72.0	14.0	29.8	0.183	5.45	190	5.23 ^{bb}
5N	5	57.7	66.0	73.6	11.8	35.3	0.205	7.22	220	5.76 ^{aAB}
8N	8	45.8	54.8	67.9	9.0	40.9	0.197	8.04	229	6.01 ^{aA}

在相同节位数内3个处理间比较,小写字母表示存在显著差异($p < 0.05$),大写字母表示存在极显著差异($p < 0.01$)。

A.L.B, average length of blade; F.C.L, final culm length; L.EL.R, leaf blade elongation rate; L.EM.R, leaf emergence rate; N.S, number of spikelets per spike; P.F.L.E, phyllula of flag leaf emergence; P.W, panicle weight. Three treatments was compared in the same number of the specific node(s), lowercases mean significant difference between each other ($p < 0.05$), capital letters mean extreme significant difference between each other ($p < 0.01$).

$r = 0.782 8^*$ ($n = 9$), 而出叶速度(leaf d⁻¹)与颖花数未达到显著水平,叶伸长的速度与主茎生理活性强弱直接相关,主茎叶伸长的速度快,主茎生理活性强,有利于大穗的形成。

2.2 一次分蘖的性状与产量

表4表明,在保留利用1个节位数的“三同”条件下,各性状表现出明显的趋势。如8N处理与2N处理比较,虽然一次分蘖出现时间迟,营养生长期短,一次分蘖的(总)叶数减少5片,但平均叶长增加,叶片伸长的速度(cm·d⁻¹)加快,颖花数增加,表现出明显的超补偿作用,一次分蘖的颖花数和穗重,高节位的处理比低节位的处理更有优势,穗重间的差异达到了极显著水平。

表5中在保留利用2个节位数的“三同”条件下,各性状的表现与利用1个节位的表4有相同的特点,

如: 8+9N和2+3N处理间平均数(mean)比较,虽然一次分蘖叶数减少4.7片,营养生长期变短,但营养生长的速度加快,叶片伸长速度加快,平均叶长增加,一次分蘖的颖花数和穗重,中、高节位的处理比低节位的处理更有优势。表现出明显的超补偿作用,高低节位穗重平均数间的差异达到了显著水平。

表6中利用4个节位数的“三同”条件下,各性状表现和经济产量与利用一、2个节位仍有相同的特点,如: 6-9N和2-5N处理间平均数比较,一次分蘖叶数减少3片,但高节位的处理比低节位的处理更有优势,穗重平均数间的差异达到了极显著水平。

2.3 主茎利用不同节位条件下分蘖穗重平均值的比较

在主茎保留1个一次分蘖时(表7),在各个处理内部横向比较,一次、二次、三次分蘖穗重都是呈

表5 保留2个节位处理植株的一次分蘖的性状与产量

Table 5 Characters related to growth and yield of primary tillers in the treatment remained two primary

处理 Treatment	节位 Node	分蘖后天数 Days from tillering (d)		分蘖高度 F.C.L (cm)	叶数 N.B	平均叶长 A.L.B (cm)	出叶速度 L.EM.R (leaf·d ⁻¹)	叶伸长速度 L.EL.R (cm·d ⁻¹)	颖花数 N.S	穗重 Panicle weight (g)
		至剑叶叶枕平 P.F.L.E	至抽穗 Heading							
2+3N	2	76.7	86.0	74.0	13.8	31.6	0.180	5.69	192	5.11
	3	71.8	78.5	74.4	13.0	32.1	0.186	5.80	198	5.18
	平均 Mean	74.2	82.3	74.2	13.4	31.8	0.183	5.75	195	5.15 b ^A
5+6N	5	60.0	69.3	75.6	10.8	36.7	0.183	6.63	206	5.44
	6	55.2	64.9	72.1	9.8	38.0	0.185	6.77	207	5.43
	平均 Mean	57.6	67.1	73.8	10.3	37.3	0.184	6.70	207	5.44 ^{abA}
8+9N	8	47.8	57.0	70.4	9.2	39.9	0.192	7.68	207	5.51
	9	44.0	53.2	67.7	8.2	40.8	0.186	7.61	220	5.83
	平均 Mean	45.9	55.1	69.1	8.7	40.4	0.189	7.65	214	5.67 ^{abA}

表注同表4。

Notes see Table 4.

表6 保留4个节位处理的一次分蘖和生长与产量相关的性状

Table 6 Characters related to growth and yield of primary tillers in the treatment remained four primary tillers

处理 Treatment	节位 Node	分蘖后天数 Days from tillering (d)		分蘖高度 F.C.L (cm)	叶数 N.B	平均叶长 A.L.B (cm)	出叶速度 L.EM.R (leaf·d ⁻¹)	叶伸长速度 L.EL.R (cm·d ⁻¹)	颖花数 N.S	穗重 Panicle weight (g)
		至剑叶叶枕平 P.F.L.E	至抽穗 Heading							
2-5N	2	77.2	84.4	71.1	13.8	31.0	0.172	5.55	195	4.98
	3	70.9	79.5	72.4	13.0	31.8	0.179	5.82	199	5.07
	4	65.0	73.3	75.0	11.7	31.9	0.185	5.88	190	4.98
	5	61.4	67.8	73.3	10.8	34.2	0.176	6.02	191	4.94
	平均 Mean	68.6	76.3	72.9	12.3	31.9	0.182	5.82	194	4.99 ^{bb}
4-7N	4	65.0	74.0	70.8	12.0	32.6	0.185	6.02	194	4.97
	5	59.3	66.8	70.3	11.0	34.3	0.185	6.34	195	5.11
	6	55.5	63.0	70.9	10.0	34.7	0.183	6.36	198	5.14
	7	49.6	58.3	71.3	9.0	36.8	0.181	6.68	200	5.29
	平均 Mean	57.9	65.5	70.8	10.5	34.4	0.182	6.25	197	5.13 ^{baB}
6-9N	6	57.2	64.2	70.2	10.8	36.4	0.189	6.88	217	5.62
	7	52.7	59.9	72.6	9.6	37.6	0.182	6.84	218	5.66
	8	48.6	56.5	73.2	8.8	37.9	0.185	7.01	219	5.59
	9	44.2	52.8	73.0	7.8	37.2	0.180	6.74	210	5.43
	平均 Mean	49.8	58.1	72.2	9.3	37.2	0.188	6.99	216	5.78 ^{abA}

表注同表4。

Notes see Table 4.

顺次下降趋势; 各个处理间比较, 二次分蘖穗重、三次分蘖穗重和分蘖穗重平均值都是中节位>高节位>低节位, 中节位与低节位间的差异达到显著水平, 高节位与低节位间的差异未达到了显著水平; 而所占各自主茎(表3)的比例(%)则是低节位>中节位>高节位, 即随着利用节位上升, 分蘖穗重的不整齐性加大, 如2N和8N处理了三次分蘖穗重占主茎穗重的比例分别为67%和59%; 由于低节位处理的主茎穗重(表3)较中、高节位处理的低, 分别为5.77、6.36和6.66 g, 所以尽管低节位分蘖穗重平均

值占主茎的比例较大, 而绝对值仍然较低。

主茎保留2个一次分蘖的表8中可以看出, 在各个处理内部横向比较, 与表7一样, 一次、二次、三次分蘖穗重都是呈顺次下降趋势; 处理间平均数比较, 二次分蘖穗重高节位>中节位>低节位, 高节位与低节位间的差异达到了极显著水平; 三次分蘖穗重中节位>低节位>高节位, 但三者间均未达到显著水平; 分蘖穗重的平均值是中节位>高节位>低节位, 中节位与低节位间的差异达到了显著水平; 而所占各自主茎的比例(%)仍是低节位>中节位>高节

表7 保留1个节位的处理的各级分蘖的穗平均重

Table 7 Mean panicle weight of each order of tiller on the different position of main stem in the treatments remained one primary tiller (g)

处理 Treat- ment	分蘖 Tiller			平均分蘖 穗重 Average weight of panicle
	一次 Primary	二次 Secondary	三次 Tertiary	
2N	5.23 (91) ^{bb}	4.34 (75) ^{bA}	3.87 (67) ^{bb}	4.10 (71) ^{bA}
5N	5.76 (91) ^{aAB}	4.63 (72) ^{aA}	4.43 (65) ^{aA}	4.39 (69) ^{aA}
8N	6.01 (90) ^{aA}	4.40 (66) ^{abA}	3.95 (59) ^{baB}	4.22 (62) ^{abA}

括号中的数值为该次分蘖穗平均重占主茎穗重的比例。小写字母表示存在显著差异($p < 0.05$), 大写字母表示存在极显著差异($p < 0.01$)。

The number in parenthesis show the ratio of mean panicle weight of each order tiller(s) to mean panicle weight of the main stem. lowercases mean significant difference between each other ($p < 0.05$), and capital letters mean extreme significant difference between each other ($p < 0.01$).

表8 保留2个节位的处理的各级分蘖的穗平均重

Table 8 Mean panicle weight of each order of tiller on the different position of main stem in the treatments remained two primary tiller (g)

处理 Treat- ment	节位 Node	分蘖 Tiller			平均分 蘖穗重 Average weight of panicle
		一次 Primary	二次 Secondary	三次 Tertiary	
2+3N	2	5.11 (95)	4.62 (85)	3.26 (60)	4.17 (77)
	3	5.18 (96)	4.36 (83)	3.19 (59)	4.02 (74)
	平均 Mean	5.15 (95) ^{bA}	4.49 (83) ^{bb}	3.23 (60) ^{aA}	4.10 (76) ^{bA}
5+6N	5	5.44 (91)	5.21 (87)	3.56 (60)	4.62 (77)
	6	5.43 (91)	4.62 (77)	3.21 (54)	4.19 (70)
	平均 Mean	5.44 (91) ^{abA}	4.92 (82) ^{aAB}	3.39 (57) ^{aA}	4.41 (74) ^{aA}
8+9N	8	5.3 (83)	5.11 (80)	3.19 (50)	4.41 (69)
	9	5.61 (88)	4.97 (78)	3.10 (48)	4.35 (68)
	平均 Mean	5.46 (85) ^{aA}	5.04 (79) ^{aA}	3.15 (49) ^{aA}	4.38 (69) ^{aA}

表注同表7。

Notes see Table 7.

位; 由于低节位处理的主茎穗重较中、高节位的低(表3), 分别为5.41、5.97和6.40 g, 所以尽管低节位分蘖穗重平均值占主茎的比例较大, 而绝对值仍然较低。即随着利用节位上升, 分蘖穗重的不整齐性加大。

从主茎保留4个一次分蘖的表9看出, 在各个处理内部横向比较, 与表7、8一样, 一次、二次、三次分蘖穗重的平均值都是呈顺次下降趋势, 但下降趋势减缓, 尤其是三次分蘖穗重; 同时, 各处理内部纵向比较, 节位愈偏上, 分蘖穗重平均值愈低, 占主茎重的比例下降, 如4-7N处理的4节位和7节

表9 保留4个节位的处理的各级分蘖的穗平均重

Table 9 Mean panicle weight of each order of tiller on the different position of main stem in the treatments remained four primary tiller (g)

处理 Treat- ment	节位 Node	分蘖 Tiller			平均分 蘖穗重 Average weight of panicle
		一次 Primary	二次 Secondary	三次 Tertiary	
2-5N	2	4.98 (98)	4.65 (91)	4.28 (84)	4.64 (91)
	3	5.07 (99)	4.88 (96)	3.65 (72)	4.62 (91)
	4	4.98 (98)	4.54 (89)	3.07 (60)	4.28 (84)
	5	4.99 (97)	3.71 (73)	3.01 (59)	3.84 (75)
	平均 Mean	4.99 (98) ^{bb}	4.45 (87) ^{aA}	3.50 (69) ^{aA}	4.35 (85) ^{bA}
4-7N	4	4.97 (92)	4.71 (87)	4.19 (78)	4.65 (86)
	5	4.82 (95)	5.09 (94)	3.29 (61)	4.65 (86)
	6	4.93 (95)	4.89 (91)	3.49 (65)	4.60 (85)
	7	5.29 (98)	3.74 (69)	3.12 (58)	3.97 (74)
	平均 Mean	5.13 (95) ^{baB}	4.61 (86) ^{aA}	3.52 (65) ^{aA}	4.47 (83) ^{abA}
6-9N	6	5.62 (99)	5.2 (91)	4.11 (72)	5.02 (88)
	7	5.66 (99)	5.07 (89)	3.85 (68)	4.91 (86)
	8	5.59 (98)	4.52 (79)	3.17 (56)	4.45 (78)
	9	5.43 (95)	3.84 (67)	3.11 (55)	4.06 (71)
	平均 Mean	5.58 (98) ^{aA}	4.65 (82) ^{aA}	3.56 (63) ^{aA}	4.61 (81) ^{aA}

表注同表7。

Notes see Table 7.

位, 分蘖穗重平均值各占其主穗重分别是78%和58%。处理间平均数比较, 二次分蘖穗重、三次分蘖穗重和分蘖穗重的平均值都是高节位群>中节位群>低节位群, 但除了分蘖穗重的平均值在高节位群和低节位群间达到显著水平外, 其余均未达到显著水平; 而所占各自主茎的比例(%)仍是低节位群>中节位群>高节位群, 但与表7和表8相比下降趋势减缓, 即主茎保留4个一次分蘖的处理比主茎保留一、二个一次分蘖的处理, 分蘖穗重的整齐性加大, 如表7的2N和8N处理的分蘖穗重平均值各占其主穗重的71%和62%, 表8的2+3N和8+9N处理分别是76%和69%, 而表9的2-5N和6-9N处理是85%和81%, 造成的原因是三次分蘖所占的比重最低, 按叶蘖同伸关系, 主茎保留的节位数愈少, 要达到每株16个分蘖穗, 三次分蘖所占的比重必然增加(表1、表2), 分蘖穗重加权平均值下降, 与主茎的差距加大。同时表9 3个处理中相同的2个相邻节位, 4、5节位和6、7节位有相同的分蘖数和构成(每个节位有4个分蘖, 其中一次分蘖1个、二次分蘖2个和三次分蘖1个, 表1), 但表现出不同的分蘖穗重平均值, 在

4–7N处理的4、5节位的分蘖穗重平均值明显大于2–5N处理的4、5节位,6–9N处理的6、7节位的分蘖穗重平均值明显大于4–7N处理的6、7节位,表明相同的节位在不同的节位群中,以较早出现且处于节位群的下部时对经济产量形成较为有利。

2.4 抽穗期剑叶叶绿素含量测定

表10中,利用的分蘖节位愈少、分蘖节位愈上移,在抽穗期和乳熟期表现出叶绿素含量和光合强度均有增加和叶绿素保绿时间延长的趋势,为分蘖节位的利用补偿和超补偿提供了生理学依据。

表10 剑叶的叶绿素的含量(SPAD)和光合强度

Table 10 Content of chlorophyll (SPAD) and photosynthetic intensity of flag leaf

处理 Treatment	SPAD		光合强度 Photosynthetic intensity ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
	抽穗期 Heading stage	乳熟期 Milk stage	抽穗期 Heading stage
2N	45.3	28.3	18.2
5N	46.2	28.7	19.1
8N	47.6	35.4	20.5
2+3N	43.3	26.5	16.5
5+6N	44.8	27.3	17.8
8+9N	46.6	33.5	19.6
2–5N	43.9	25.1	16.2
4–7N	44.5	26.6	17.3
6–9N	45.6	30.8	18.3

3 讨论

上述结果表明,在单株稀植足肥条件下,不管是保留1个节位、2个节位还是4个节位一次分蘖的处理,在“三同”条件下,主茎穗重、一次分蘖、二次分蘖、三次分蘖的分蘖穗重和分蘖穗重平均值都是保留中、高节位的处理整体上优于保留低节位处理,反映出保留中、高节位处理的节位生产力整体上比保留低节位处理高;低节位分蘖虽然出现时间早,有更多的叶片数,但不一定比中、高节位分蘖有更多的每穗颖花数;低位分蘖空位时,中、高节位的处理其主茎和一次分蘖的平均叶长和叶片伸长速度增加,生理活性增强,抽穗期叶绿素含量高,抽穗后衰减慢,光合强度高,虽然出现时间迟,生长期短,有较少的叶片数,但仍然具有较多的每穗颖花数,存在着明显的超补偿作用,以上结果与Yamamoto (1994)的研究结果基本一致,反映出“三

同”条件下的试验设计方法在正确比较节位生产力上的利用价值,目前用这种精确的试验设计方法来比较节位生产力的研究在国内尚未见报道。

生态生理分析:在群体条件下低、中节位分蘖生产力比高节位生产力高(有效穗多和每穗颖花数较多)(杨开渠,1955;丁颖,1968;殷宏章,1961,1964;周汉良,1994;严光彬,1996),而在本试验单株稀植下,高节位生产力与在群体栽培条件下的表现不一致,笔者认为与下列因素有关:1)生态条件,一般群体条件下光照是限制因素,低位分蘖产生时间早,叶片分布于群体的上层光照较好,同时生育转换迟,营养生长期较长,易形成多穗、大穗;高位分蘖产生迟,叶片又分布于群体的下层,而且生育转换早,营养生长期较短,穗少、穗小,经济产量会受到更大的抑制(Matsushima,1962;Yamada,1962)。而在单株稀植下,养分的供应是限制因素,满足养分的供应后,充分的光照使各节位分蘖有按照试验设计的分蘖节位高低、数量和结构,达到生长潜力的趋势。2)生理因素,细胞激动素可以促进RNA、蛋白质、叶绿素的合成,并抑制mRNA、蛋白质和酶的分解,提高光活系统中关键酶RuBPCase的活性,还可促进气孔开放,维持细胞膜的完整性,因而植物体的光合代谢增强,衰老延迟。当人为去除低位分蘖后,减少了地上部组织和器官对根系产生的细胞激动素的竞争,从而改变了激素平衡,有利于植株叶片细胞激动素含量水平的提高(盛承发,1993;李跃强和盛承发,1996),因此,中、高节位分蘖的生理活性提高,伸出时间提早,产生“苗促现象”(隗溟等,2005),叶片长度、出叶速度、叶片伸长速度增加(表3–6),作为同伸器官的生殖器官——幼穗的生长发育也受到促进,同时叶片的叶绿素含量提高,光合速率高(表10),于是发生去除低位分蘖后的超补偿反应,使营养生长期较短的中、高节位分蘖穗重平均值得到提高。但在群体条件下,一般不存在高位分蘖的超补偿反应的生理和生态条件。3)植物学特性,由于根原基数和粗度按物理原理受节的粗度所支配,所以随着主茎节位的上升,节的粗度增加,发根数及粗度也随之增加(Hoshikawa,1975),同时在低位分蘖空位时,田间观察发现主茎叶片比叶重(厚度)增加、茎鞘物质积累增加,主茎变粗,生长点变大,在变大时,由此分化的主穗(主穗原基)、叶(原基)、一次分蘖穗(分蘖原基)等都变大(Sinnott,

1921; Hamid & Grafius, 1978), 在光照、养分供应充足和每株保留16个分蘖穗时, 容易达到生长潜力的趋势; 而当低位分蘖产生时(即低节位处理), 主茎营养体尚小, 积累养分较少, 生长点较小, 由此分化的叶(原基)、一次分蘖穗(原基)及主穗(主穗原基)都变小(表3-6), 在每株仅保留16个分蘖穗时(远少于由2006年预备试验2-5节处理在自然生长条件下每株有效穗大于25个的数量), 株内竞争减轻, 又有良好的光、肥生态条件, 但分蘖穗重平均值仍然低于中、高节位, 这表明低节位处理的每穗颖花数较少似乎主要是与植物学特性有关, 良好的生态条件并不能起到补偿作用。看来增加穗分化前和穗分化期的茎鞘物质积累(特别是鞘物质积累, 提高鞘/叶比), 提高单茎重是形成大穗、提高经济系数的1个稳定的植物学特点, 殷宏章(1964)在研究穗分化初期提高鞘/叶比后, 似有延续后效直到抽穗, 除非后期极端条件外, 一般不易扭转(改变)穗分化初期鞘/叶比与经济系数的正相关关系。4)生育转换特点, 由植物发育理论, 高节位的分蘖具有个体年龄是幼龄而阶段发育是老龄的特点(杨开渠, 1955; 潘瑞炽, 1979), 生长速度快, 生育转换早, 分蘖出现至抽穗的天数变短, 整个生育期短, 即形成多穗、增加叶面积和生物产量的能力较差; 而低位分蘖相反, 这是高节位的迟发分蘖赶上低节位早发分蘖, 而抽穗期并不明显推迟的主要原因。高节位的一次分蘖产生的次级分蘖——二、三次分蘖, 比一次分蘖母茎出现迟, 受发育特点制约, 营养生长期更短, 所以与主茎穗重相比, 降低幅度大; 但低节位的一次分蘖产生的次级分蘖比高节位的二、三次分蘖出现时间早, 营养生长期相对较长, 与主茎穗重相比, 穗重降低幅度小, 这就是节位数相同的高节位处理分蘖穗重平均值占主茎穗重比例较低和穗重整齐度较低的重要原因(表7-9); 同时应看到中、高节位处理由于主茎和一次分蘖的穗重大, 尽管分蘖穗重平均值占主茎穗重的比例较低, 其绝对重仍然较高。

综上所述, 单株稀植(100 cm × 50 cm)足肥与在群体条件下节位生产力表现的不同, 大致是由生态、生理、植物学和发育特点引起, 前三项对增加中、高节位分蘖穗重的平均值起促进作用, 但发育特点对高节位二、三次分蘖特别是三次分蘖穗重起抑制作用, 使高节位分蘖穗重平均值增加趋势减

少。同时上述研究结果表明, 要正确比较低、中和高节位生产力, 必须在于相同分蘖利用节位、相同的分蘖数和相同的分蘖构成的前提下, 离开了这个前提似乎都是片面的。从个体稀植和群体栽培的生态、生理、植物学和发育学的对应分析, 为分蘖节位生产力的形成和节位超补偿理论提供了一个新视野。本试验对分蘖的研究从笼统的利用深入到节位生产力和组合效应, 这将会使分蘖的利用更加精确化和定量化, 为水稻生产中的分蘖结构设计提供了理论基础。

致谢 重庆市自然科学基金项目(2006BB1324)资助。

参考文献

- Ding Y (丁颖) (1980). *Symposium of Ding Ying* (丁颖论文集). China Agriculture Press, Beijing. 183-264. (in Chinese)
- Duan HL (段海龙), Wei M (魏溟), Li DX (李冬霞) (2007). Preliminary studied on productivity of different nodes of main stem in rice. *Tillage and Cultivation* (耕作与栽培), (6), 11-13. (in Chinese with English abstract)
- Hamid ZA, Grafius JE (1978). Developmental allometry and its implication to grain yield in barley. *Crop Science*, 18, 83-86.
- Hoshikawa K (1975). *The Growth of Rice*. Translated by Jiang PY (蒋彭炎), Xu DH (许德海) (1980). Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. 191-204. (in Chinese)
- Huang Y (黄耀), Gao LZ (高亮之), Jin ZQ (金之庆), Chen H (陈华), Ge DK (葛道阔) (1994). Simulation model of tillering dynamics of rice community. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 13(4), 27-32. (in Chinese with English abstract)
- Jiang PY (蒋彭炎), Ma YF (马跃芳), Hong XF (洪晓富), Feng LD (冯来定), Shi JL (史济林), Gu HH (顾宏辉) (1994). Studies on the sensitive stage to environment during differentiation and development of tiller buds in rice plant. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 20, 290-296. (in Chinese with English abstract)
- Jiang PY (蒋彭炎), Yao CX (姚长溪), Ren ZL (任正龙), Feng LD (冯来定) (1983). A discussion on the "TFS" high yield cultivation method for early rice. *Journal of Zhejiang Agricultural University* (浙江农业大学学报), 9, 127-138. (in Chinese with English abstract)
- Li DX (李冬霞), Wei M (魏溟), Liao XQ (廖学群) (2006). Effects of tillering position and tiller number on economic yield of paddy rice. *Journal of Southwest Agricultural University (Natural Science)* (西南农业大学学报(自然科学版)), 28, 366-372. (in Chinese with English abstract)
- Li YQ (李跃强), Sheng CF (盛承发) (1996). The over

- compensation of plant. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 32, 457–464. (in Chinese with English abstract)
- Ling QH (凌启鸿), Zhang HC (张洪程), Su ZF (苏祖芳) (1994). *New Theory of Rice Culture, Leaf-Age-Model Culture* (稻作新理论, 水稻叶龄模式). Science Press, Beijing. 252–255. (in Chinese)
- Matsushima S (1962). *The Growth and Development of Rice*. Translated by Wu YP (吴尧鹏) (1975). Shanghai People Press, Shanghai. 38–58. (in Chinese)
- Pan RC (潘瑞炽) (1979). *Physiology of Rice* (水稻生理). Science Press, Beijing. 319–379. (in Chinese)
- Sheng CF (盛承发) (1993). On a theory of overcompensation of crops and its importance to insect pest control. *Journal of Natural Disasters* (自然灾害学报), (2), 12–19. (in Chinese with English abstract)
- Sinnott EW (1921). The relation between body size and organ size in plants. *The American Naturalist*, 55, 385–403.
- Wang FY (王夫玉), Huang PS (黄丕生) (1997). Study on basic dynamic model for stem and tiller growth and population classification in rice. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 30, 57–64. (in Chinese with English abstract)
- Wei M (隗溟), Liao XQ (廖学群), Zhu ZJ (朱自均) (2005). Effects of different tillering position and number on heading date in rice. *Hybrid Rice* (杂交水稻), 20(6), 61–63. (in Chinese with English abstract)
- Yamada N (1962). *Ecology of Rice*. Translated by Wu YP (吴尧鹏) (1976). Shanghai People Press, Shanghai. 78–114. (in Chinese)
- Yamamoto Y (1994). Difference in grain productivity of tillers among main stem nodes in rice plant. II. Comparison under the conditions of the same panicle number and constituent of each order tiller per plant. *Japanese Journal of Crop Science*, 63, 601–609. (in Japanese with English abstract)
- Yan GB (严光彬), Xie FC (谢复春), Xu ZH (许哲鹤), Sun J (孙杰), Jia YM (贾玉敏) (1996). Analysis on the tillers productivity of early rice cultivars VII. Tiller productivity at different transplanting stage. *Journal of Jilin Agricultural Science* (吉林农业科学), (3), 13–17. (in Chinese with English abstract)
- Yang KQ (杨开渠) (1955). Michurin individual development theory in rice cultivation practical application. *Journal of Sichuan University (Natural Science Edition)* (四川大学学报(自然科学版)), 1, 39–56. (in Chinese with English abstract)
- Yin HZ (殷宏章) (1961). *Proceedings of Study on Population of Rice and Wheat* (稻麦群体研究论文集). Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. 124–128. (in Chinese)
- Yin HZ (殷宏章) (1964). Allometric growth and economic yield in rice, correlation between leaf-sheath ratio and ear weight. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 3, 1–14. (in Chinese with English abstract)
- Zhou HL (周汉良) (1994). Studies on medium-position earing and stable high yielding of rice. *Journal of Agricultural University of Hebei* (河北农业大学学报), 17(4), 48–53. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 骆世明 责任编辑: 李 敏