

外源赤霉素和多效唑对山药块茎膨大和零余子形成的影响

龚明霞^{1,2,3}, 罗海玲^{1,2,3}, 袁红娟¹, 韦善清¹, 杨旭东¹, 何龙飞^{1,4,*}

(¹广西大学农学院, 南宁 530004; ²广西农业科学院作物遗传改良生物技术重点实验室, 南宁 530007; ³广西农业科学院蔬菜研究所, 南宁 530007; ⁴广西大学亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁 530004)

摘 要: 以山药大薯品种‘桂淮 5 号’和小薯品种‘桂淮 16’为材料, 研究了外源赤霉素 (GA_3) 和多效唑 (PP_{333}) 对块茎膨大和零余子形成的影响。结果表明, $200\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} GA_3$ 显著增加山药块茎产量, 而 $200\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} PP_{333}$ 显著降低山药块茎产量。山药块茎生长发育进程可划分为 3 个时期: 块茎形成期、膨大期和成熟期。与对照相比, 在块茎膨大期, 外源 GA_3 显著降低‘桂淮 5 号’和‘桂淮 16’单株块茎总质量, 且显著降低定植后 150 d 单个块茎质量; 在块茎成熟期, 外源 GA_3 显著增加单株块茎数量和单株块茎总质量。同时, GA_3 显著增加零余子的长度和单个零余子质量, 却显著降低单株零余子产量。与 GA_3 相比, 在块茎膨大期, 外源 PP_{333} 显著降低单株块茎总质量和单个块茎质量, 而显著增加零余子的宽度和单株零余子产量; 在块茎成熟期, PP_{333} 显著减少山药单株块茎数和单株块茎总质量。

关键词: 山药; 赤霉素; 多效唑; 块茎; 零余子

中图分类号: S 632.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2015) 06-1175-10

Effects of Exogenous Gibberellin and Paclobutrazol on Tuber Expansion and Bulbil formation of Chinese Yam

GONG Ming-xia^{1,2,3}, LUO Hai-ling^{1,2,3}, YUAN Hong-juan¹, WEI Shan-qing¹, YANG Xu-dong¹, and HE Long-fei^{1,4,*}

(¹College of Agronomy, Guangxi University, Nanning 530004, China; ²Guangxi Key Laboratory of Crop Genetic Improvement and Biotechnology, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China; ³Vegetable Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China; ⁴State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract: The effects of exogenous gibberellin (GA_3) and paclobutrazol (PP_{333}) on tuber expansion and bulbil formation were studied with big tuber variety ‘Guihuai 5’ and little tuber variety ‘Guihuai 16’ as plant materials. The results showed that yam tuber yields were increased significantly by application of exogenous GA_3 and its optimum concentration was $200\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, while tuber yields were decreased significantly by application of exogenous PP_{333} at $200\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$. The tuber development of Chinese yam could be divided into three periods, which are tuber formation period, tuber expansion period, and tuber maturity period. Compared with the control, exogenous GA_3 decreased significantly total tuber weight per

收稿日期: 2015-02-12; 修回日期: 2015-04-23

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30760126); 国家公益性行业 (农业) 科研专项项目 (200903022)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: lfhe@gxu.edu.cn)

plant as well as single tuber weight on 150 days after field planting during tuber expansion period, and increased significantly tuber number per plant as well as total tuber weight per plant during tuber maturity period. In the meanwhile, exogenous GA₃ increased significantly bulbil length and the weight of single bulbil, but decreased the total weight of bulbil per plant compared to the control. Compared to GA₃ treatment, exogenous PP₃₃₃ decreased significantly total tuber weight per plant and single tuber weight, increased bulbil width and total weight of bulbil per plant during tuber expansion period, but decreased significantly tuber number per plant and single tuber weight during tuber maturity period.

Key words: Chinese yam; gibberellin; paclobutrazol; tuber; bulbil

山药 (*Dioscorea opposita* Thunb.) 的收获器官有地下块茎 (简称块茎) 和零余子, 块茎是主要的收获器官。零余子是生长于叶腋的变态茎 (谢德镕 等, 1993), 也叫气生块茎, 在源和库的关系中, 以库的地位存在。探索影响山药块茎和零余子产量形成机制, 进行品种改良, 是提高山药产量的根本途径。山药块茎和零余子产量形成的影响因素很多, 如光周期 (Yoshida et al., 2007)、营养元素、植物生长调节剂等 (Kim et al., 2003a) 环境因素。内源激素 (如赤霉素, GAs) 在调控山药块茎的生长发育中起着重要的作用 (Junttila, 1993; Kim et al., 2003b, 2005b)。已有研究表明, 赤霉素处理山药植株可以增加块茎的产量 (Kim et al., 2003c, 2005a; Yoshida et al., 2004)。同时, 各种抑制赤霉素生物合成的植物生长抑制剂如助壮素 (MC)、矮壮素等已经在研究中被广泛应用, 从相反的一面揭示赤霉素的生理效应 (Radmacher, 2000)。在山药上, 已经有研究表明: 外源矮壮素处理能够有效诱导山药早期零余子的形成 (Kim et al., 2003b, 2003c)。

前人的研究主要局限于外源生长调节剂处理后山药块茎和零余子的产量、地上部主茎叶及花穗生长等方面 (Onjo & Hayashi, 2001; Yoshida et al., 2008; 王军民 等, 2012), 而对块茎膨大过程中经济性性状相关的生物学效应研究甚少。以外源 GA₃ 喷施瓜尔豆、甜樱桃植株后, 增加了植株体内的 GA₃ 浓度 (周玲 等, 2010; 刘芳 等, 2013), 引起地上部产生一系列生物学效应。GA₃ 如何影响山药地下块茎膨大和零余子的形成尚不明确。本研究于 2012 年筛选出最佳外源 GA₃ 和多效唑 (PP₃₃₃) 处理浓度, 于 2013 年在山药块茎膨大初期处理山药植株, 从正向直接增加植株体内 GA₃ 含量和负向抑制植株体内 GA₃ 合成两方面比较处理后块茎产量性状指标的动态变化, 明确山药块茎生长发育进程, 探析外源 GA₃ 在块茎膨大过程中对经济性性状形成的调控作用, 为进一步揭示内源 GA₃ 对山药块茎膨大调节的生理机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试品种为广西农业科学院经济作物研究所选育出的山药品种 ‘桂淮 5 号’ (南方食用型, 大薯型) 和 ‘桂淮 16’ (北方药用型, 小薯型)。

试验于 2012 年和 2013 年在广西大学农学院教学科研基地 (旱地, 肥力中等) 进行。每年 3 月 20 日开始催芽, 芽长 5 cm 左右时采用定向种植槽和搭架栽培技术定植到大田。整个生育期 N、P、K 施用量均为 100 kg · hm⁻², 磷肥作基肥一次性施入, N 和 K 肥作基肥施入 50%, 50% 作为追肥在块茎膨大中期施入。行距为 1.2 m, ‘桂淮 5 号’ 株距为 0.3 m, ‘桂淮 16’ 株距为 0.2 m。

1.2 GA₃ 和 PP₃₃₃ 浓度筛选试验及最佳浓度处理

2012 年, GA₃ 设 3 个浓度 (100、200 和 300 mg · L⁻¹), PP₃₃₃ 设 2 个浓度 (100 和 200 mg · L⁻¹), 采用各自水溶液均匀喷洒叶面, 以清水作为对照。品种内同种激素处理采用随机区组设计, 每处理设 3 个重复, 每行 30 株作为 1 个重复。在块茎膨大初期进行外源 GA₃ 和 PP₃₃₃ 第 1 次处理, 隔 1 个月后进行第 2 次处理。据观察, ‘桂淮 16’ 幼块茎在 5 月上中旬便开始形成, 6 月中下旬是其孕蕾开花期, 也正好是地下部块茎膨大初期, 故选 6 月 20 日作为 ‘桂淮 16’ 第 1 次处理的时间; 而 ‘桂淮 5 号’ 幼块茎形成在 6 月中旬左右, 7 月中旬左右为其块茎膨大初期, 故 7 月 20 日作为 ‘桂淮 5 号’ 第 1 次处理的时间。

根据 2012 年筛选的最佳处理浓度 (GA₃ 200 mg · L⁻¹ 和 PP₃₃₃ 200 mg · L⁻¹), 采用各自的水溶液分别在 2013 年 6 月 19 日对 ‘桂淮 16’ 植株进行第 1 次处理, 2013 年 7 月 19 日对 ‘桂淮 5 号’ 植株进行第 1 次处理, 隔 1 个月后进行第 2 次强化处理。品种内采用随机区组设计, 每处理设 3 个重复, 每小区 50 株作为 1 个重复。

1.3 取样及调查方法

2012 年的试验均在块茎成熟收获期统计各小区的块茎总产量。2013 年的试验 5 月 20 日开始对 ‘桂淮 16’ 进行第 1 次取样, 以后每 30 d 取样 1 次, 共取样 7 次; 2013 年 6 月 19 日开始对 ‘桂淮 5 号’ 进行第 1 次取样, 以后每 30 d 取样 1 次, 共取样 8 次。2 个品种最后一次取样时地上部分的茎叶大部分已经枯黄。每次取样时, 每处理每重复挖取 5 株, 重复内分单株, 对每株块茎数量、每株块茎总质量、单个块茎的长度及宽度等经济性状指标进行统计。

2013 年在山药零余子易自然脱落的成熟期 (‘桂淮 16’ 在 2013 年 9 月 15 日, ‘桂淮 5 号’ 在 2013 年 11 月 15 日) 收获各处理的零余子。每 1 个重复内随机选取固定质量 (‘桂淮 16’ 为 50 g, ‘桂淮 5 号’ 为 400 g) 的零余子, 对单株零余子产量、单个零余子质量、零余子长度和宽度等经济性状指标进行统计。

1.4 数据处理

利用 Excel 2003 和 SPSS 19.0 统计软件对试验数据进行单因素分析和多重比较, 平均数据以 “平均数 ± 标准误 (S.E.)” 表示, 多重比较采用邓肯氏新复极差检验法 (Duncan’s Multiple Ranger Test, DMRT)。

2 结果与分析

2.1 山药块茎生长发育进程

随着块茎的生长, 山药单个块茎质量、长度和宽度显著增加, 呈现典型的 “S” 型生长曲线 (表 4 ~ 表 6), 即块茎初始形成时生长较为缓慢, 然后块茎进入迅速生长的膨大期, 最后进入缓慢生长的成熟期。根据 ‘桂淮 5 号’ 和 ‘桂淮 16’ 对照处理块茎的膨大特性, 可将其生长发育进程划分为块茎形成期、块茎膨大期和块茎成熟期 3 个时期。‘桂淮 5 号’ 的整个生育期比较长, 为 270 d, ‘桂淮 16’ 的生育期为 210 d。‘桂淮 5 号’ 块茎形成期为定植后 60 ~ 90 d (6 月中旬到 7 月中旬), 块茎膨大期为定植后 90 ~ 210 d (7 月中旬到 11 月中旬), 块茎成熟期为 210 ~ 270 d (11 月中旬到 1 月中旬)。‘桂淮 16’ 块茎形成期为定植后 30 ~ 60 d (5 月中旬到 6 月中旬), 块茎膨大期为定植后

60 ~ 150 d (6 月中旬到 9 月中旬), 块茎成熟期为定植后 150 ~ 210 d (9 月中旬到 11 月中旬)。可见, 大薯型的‘桂淮 5 号’块茎形成期较小薯型‘桂淮 16’晚将近 1 个月, 且膨大期长将近 1 个月。

2.2 不同浓度的外源 GA₃ 和 PP₃₃₃ 对山药产量的影响

从表 1 可以看出, 在山药块茎膨大初期, 采用外源 GA₃ 喷施植株, 显著提高了山药的产量。当处理浓度为 200 mg · L⁻¹ 时, 产量最大, 与对照相比, ‘桂淮 5 号’增产 22.19%, ‘桂淮 16’增产 36.38%。可见, 外源 GA₃ 促进山药块茎增产的最佳处理浓度为 200 mg · L⁻¹。

用浓度为 100 和 200 mg · L⁻¹ 外源 PP₃₃₃ 处理山药块茎膨大初期的植株, 极显著地降低了山药收获期块茎的产量, 且浓度越大, 减产幅度越大。当 PP₃₃₃ 处理浓度为 200 mg · L⁻¹ 时, 与对照相比, ‘桂淮 5 号’减产 17.90%, ‘桂淮 16’减产 54.11%。因此, 以下试验中采用外源 PP₃₃₃ 的浓度为 200 mg · L⁻¹。

表 1 不同浓度外源 GA₃ 和 PP₃₃₃ 对山药产量的影响
Table 1 Effects of different concentration exogenous GA₃ and PP₃₃₃ on yam yield

GA ₃ / (mg · L ⁻¹)	产量/ (kg · hm ⁻²) Yield		PP ₃₃₃ / (mg · L ⁻¹)	产量/ (kg · hm ⁻²) Yield	
	桂淮 5 号 Guihuai 5	桂淮 16 Guihuai 16		桂淮 5 号 Guihuai 5	桂淮 16 Guihuai 16
0	46 086.00 ± 896.45 c	16 183.27 ± 262.19 c	0	46 086.00 ± 896.45 a	16 183.27 ± 262.19 a
100	51 814.67 ± 361.35 b	18 392.73 ± 423.51 b	100	41 771.40 ± 543.08 b	10 134.13 ± 528.30 b
200	56 311.11 ± 817.99 a	22 070.27 ± 484.46 a	200	37 838.89 ± 736.13 c	7 354.21 ± 245.24 c
300	50 544.85 ± 391.96 b	17 610.20 ± 109.62 b	-	-	-

注: 同列中不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平。

Note: Values followed by different lowercase letters in the same row are significantly different at 0.05 level.

2.3 外源 GA₃ 和 PP₃₃₃ 对山药块茎膨大的影响

单株块茎数: 从表 2 可知, ‘桂淮 5 号’植株经外源 GA₃ 处理后, 单株块茎数缓慢增加, 与对照的差异不显著, 在块茎膨大期, 与 PP₃₃₃ 处理的差异不大, 但在块茎成熟期特别是在定植后 270 d 时, 显著高于 PP₃₃₃ 处理。‘桂淮 16’植株经外源 GA₃ 处理后, 单株块茎数逐渐增加, 与‘桂淮 5 号’类似, 在块茎成熟期即定植后 180 d 和 210 d 时显著高于 PP₃₃₃ 处理。因此, 外源 GA₃ 处理显著地促进了山药成熟期单株形成新的块茎, 而 PP₃₃₃ 对山药成熟期单株新块茎的形成有抑制作用。

表 2 外源 GA₃ 和 PP₃₃₃ 对单株块茎数的影响
Table 2 Effects of GA₃ and PP₃₃₃ on tuber number per plant of Chinese yam

品种 Variety	处理 Treatment	定植后天数 Days after field planting								
		30	60	90	120	150	180	210	240	270
桂淮 5 号 Guihuai 5	对照 Control	-	1	1	1.4 ± 0.1 a	1.4 ± 0.1 a	1.8 ± 0.1 a	1.9 ± 0.1 a	1.7 ± 0.2 a	2.0 ± 0.2 a
	GA ₃	-	-	-	1.4 ± 0.1 a	1.4 ± 0.1 a	1.4 ± 0.2 ab	1.4 ± 0.1 b	1.5 ± 0.2 ab	2.3 ± 0.2 a
	PP ₃₃₃	-	-	-	1.1 ± 0.1 a	1.6 ± 0.1 a	1.2 ± 0.1 b	1.6 ± 0.1 ab	1.0 ± 0.0 b	1.2 ± 0.2 b
桂淮 16 Guihuai 16	对照 Control	1.2 ± 0.1	1.3 ± 0.1	1.5 ± 0.1 a	1.6 ± 0.1 a	1.3 ± 0.0 b	1.8 ± 0.2 ab	1.7 ± 0.2 ab		
	GA ₃	-	-	1.4 ± 0.1 a	1.3 ± 0.0 a	1.7 ± 0.0 a	1.9 ± 0.1 a	1.8 ± 0.1 a		
	PP ₃₃₃	-	-	1.6 ± 0.1 a	1.4 ± 0.1 a	1.6 ± 0.1 a	1.4 ± 0.1 b	1.3 ± 0.0 b		

注: 同列中同一品种不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平, 下同。

Note: Values followed by different lowercase letters in the same row for the same variety are significantly different at 0.05 level. It is same below.

单株块茎总质量: 从表 3 中可以看出, GA₃ 处理后, 在山药块茎膨大期, ‘桂淮 5 号’和‘桂淮 16’单株块茎总质量均不同程度地低于对照, 有的时期甚至达到显著水平, 如‘桂淮 5 号’在定植

后 150 d 和 210 d, ‘桂淮 16’ 在定植后 120 d, 表明外源 GA₃ 减少了光合产物向膨大期地下块茎的分配; 在山药块茎成熟期, GA₃ 处理中, ‘桂淮 5 号’ 和 ‘桂淮 16’ 单株块茎总质量还能保持相对较高的增长速度, 后期显著高于对照。PP₃₃₃ 处理 ‘桂淮 5 号’ 和 ‘桂淮 16’ 单株块茎总质量相对较低, 这种差异在多个时期均达到了显著水平, 特别是在块茎成熟期表现最明显。这说明, GA₃ 处理后的山药植株在成熟期保持了较强的光合产物转移能力, 而 PP₃₃₃ 处理则表现出早衰现象。

表 3 GA₃ 和 PP₃₃₃ 处理对山药单株块茎总质量的影响
Table 3 Effects of GA₃ and PP₃₃₃ on total tuber weight per plant in Chinese yam

品种 Variety	处理 Treatment	定植后天数 Days after field planting					g
		30	60	90	120	150	
桂淮 5 号 Guihuai 5	对照 Control	-	1.95 ± 0.22	21.62 ± 9.17	169.45 ± 3.47 a	554.67 ± 9.34 a	
	GA ₃	-	-	-	160.13 ± 16.27 a	298.20 ± 3.27 b	
	PP ₃₃₃	-	-	-	75.11 ± 1.11 b	157.11 ± 8.86 c	
桂淮 16 Guihuai 16	对照 Control	1.65 ± 0.2	41.10 ± 5.83	155.14 ± 1.41a	239.87 ± 5.15 a	233.89 ± 12.56 a	
	GA ₃	-	-	127.31 ± 4.13 b	215.03 ± 5.74 b	235.56 ± 15.82 a	
	PP ₃₃₃	-	-	147.71 ± 3.76 a	199.57 ± 8.46 b	190.56 ± 3.09 b	
品种 Variety	处理 Treatment	定植后天数 Days after field planting				g	
		180	210	240	270		
桂淮 5 号 Guihuai 5	对照 Control	944.01 ± 15.84 a	1 381.63 ± 53.16 a	1 491.67 ± 16.41 b	1 882.80 ± 33.22 b		
	GA ₃	749.99 ± 24.27 ab	1 108.33 ± 26.73 b	2 033.17 ± 137.61 a	2 122.37 ± 18.37 a		
	PP ₃₃₃	594.44 ± 93.14 b	1 004.07 ± 58.46 b	1 175.00 ± 10.20 c	1 336.10 ± 23.12 c		
桂淮 16 Guihuai 16	对照 Control	290.28 ± 7.13 a	328.57 ± 6.13 b	-	-		
	GA ₃	281.67 ± 5.83 a	366.68 ± 11.35 a	-	-		
	PP ₃₃₃	278.33 ± 7.26 a	296.13 ± 3.39 c	-	-		

单个块茎质量: 从表 4 可知, GA₃ 处理 ‘桂淮 5 号’ 植株后, 在块茎膨大期, 单个块茎质量除在 150 d 时显著低于对照外, 其它时期总体与对照差异不大, 而在 120 d 和 150 d 时, PP₃₃₃ 处理低于对照; 在定植后 240 d 时 (块茎成熟期), GA₃ 处理时显著高于对照, 但在块茎成熟后期与对照差异不大。‘桂淮 16’ 在定植后 150 d (块茎膨大期), GA₃ 和 PP₃₃₃ 处理均显著低于对照, 其它时期 3 个处理间的差异不大。可见, 外源 GA₃ 和 PP₃₃₃ 对 2 个山药品种膨大期单个块茎质量有显著的抑制作用, 且在成熟期对大薯型品种 ‘桂淮 5 号’ 单个块茎质量有显著的促进作用。

表 4 GA₃ 和 PP₃₃₃ 处理对单个块茎质量的影响
Table 4 Effects of GA₃ and PP₃₃₃ on single tuber weight in Chinese yam

品种 Variety	处理 Treatment	定植后天数 Days after field planting				g	
		30	60	90	120	150	
桂淮 5 号 Guihuai 5	对照 Control	-	1.95 ± 0.22	21.96 ± 1.88	120.76 ± 9.83 a	392.24 ± 28.51 a	
	GA ₃	-	-	-	113.04 ± 17.29 a	213.60 ± 17.51 b	
	PP ₃₃₃	-	-	-	69.04 ± 7.18 b	101.27 ± 2.32 c	
桂淮 16 Guihuai 16	对照 Control	1.32 ± 0.16	32.22 ± 1.47	103.51 ± 6.42 a	148.26 ± 19.44 a	176.87 ± 9.11 a	
	GA ₃	-	-	89.06 ± 6.73 a	161.29 ± 4.30 a	141.33 ± 9.49 b	
	PP ₃₃₃	-	-	96.18 ± 11.31 a	139.33 ± 9.50 a	124.17 ± 11.67 b	
品种 Variety	处理 Treatment	定植后天数 Days after field planting				g	
		180	210	240	270		
桂淮 5 号 Guihuai 5	对照 Control	490.93 ± 29.63 a	737.97 ± 55.06 a	921.83 ± 87.64 b	962.20 ± 108.14 a		
	GA ₃	562.46 ± 79.64 a	844.97 ± 41.58 a	1 332.53 ± 89.21 a	923.33 ± 84.18 a		
	PP ₃₃₃	537.98 ± 117.69 a	623.50 ± 60.79 a	1 175.00 ± 23.12 ab	1 155.43 ± 171.26 a		
桂淮 16 Guihuai 16	对照 Control	160.64 ± 12.77 a	204.83 ± 21.81 a	-	-		
	GA ₃	147.80 ± 9.71 a	203.92 ± 9.67 a	-	-		
	PP ₃₃₃	200.17 ± 20.67 a	229.18 ± 4.91 a	-	-		

块茎长度：由表 5 可知，在块茎伸长过程中，GA₃ 处理下的‘桂淮 5 号’和‘桂淮 16’块茎平均长度与对照差异不显著。在定植后 150 d 和 240 d 时，GA₃ 处理中的‘桂淮 5 号’块茎平均长度显著高于 PP₃₃₃ 处理。

然而，对‘桂淮 16’而言，在定植后 180 d（成熟期），GA₃ 处理的块茎平均长度显著低于 PP₃₃₃ 处理。这表明，外源 GA₃ 处理山药植株，对地下块茎群体的伸长未起到促进作用，但是外源 PP₃₃₃ 处理却对大薯型品种山药块茎的伸长有显著的抑制作用。

表 5 GA₃ 和 PP₃₃₃ 处理对山药块茎平均长度的影响
Table 5 Effects of GA₃ and PP₃₃₃ on average length of tubers in Chinese yam cm

品种 Variety	处理 Treatment	定植后天数 30	Days after field planting 60	90	120	150
桂淮 5 号 Guihuai 5	对照 Control	-	1.07 ± 0.1	6.61 ± 1.9	16.94 ± 1.88 a	29.58 ± 0.41 a
	GA ₃	-	-	-	14.37 ± 0.62 a	24.75 ± 2.25 a
	PP ₃₃₃	-	-	-	13.99 ± 1.84 a	15.47 ± 0.88 b
桂淮 16 Guihuai 16	对照 Control	4.8 ± 0.32	16.49 ± 1.72	29.29 ± 0.99 a	34.53 ± 0.66 b	40.95 ± 0.85 a
	GA ₃	-	-	28.53 ± 2.92 a	36.45 ± 0.25 ab	36.55 ± 0.73 a
	PP ₃₃₃	-	-	32.30 ± 2.23 a	38.09 ± 1.36 a	39.46 ± 2.54 a

品种 Variety	处理 Treatment	定植后天数 180	Days after field planting 210	240	270
桂淮 5 号 Guihuai 5	对照 Control	34.90 ± 0.75 a	46.10 ± 1.61 a	46.43 ± 2.36 a	50.47 ± 2.08 a
	GA ₃	32.97 ± 3.35 a	38.46 ± 3.71 b	47.3 ± 3.68 a	43.57 ± 1.19 a
	PP ₃₃₃	28.47 ± 5.10 a	32.50 ± 0.94 b	35.9 ± 0.70 b	44.73 ± 2.79 a
桂淮 16 Guihuai 16	对照 Control	41.63 ± 1.05 ab	44.07 ± 0.99 a	-	-
	GA ₃	37.97 ± 1.13 b	39.72 ± 2.08 a	-	-
	PP ₃₃₃	43.3 ± 1.94 a	42.88 ± 0.72 a	-	-

块茎宽度：表 6 表明，GA₃ 处理后，在块茎膨大期，‘桂淮 5 号’在定植后 180 d、‘桂淮 16’在定植后 90 d 时块茎平均宽度显著高于对照，其它时期与对照差异不显著。

‘桂淮 5 号’在定植后 120 d GA₃ 处理显著高于 PP₃₃₃ 处理，在块茎成熟期，‘桂淮 5 号’在定植后 270 d、‘桂淮 16’在定植后 180 d GA₃ 处理的块茎平均宽度显著低于 PP₃₃₃ 处理，这表明，外源 PP₃₃₃ 处理能够一定程度促进山药成熟期块茎的继续增粗生长。

表 6 GA₃ 和 PP₃₃₃ 处理对山药块茎平均宽度的影响
Table 6 Effects of GA₃ and PP₃₃₃ on average width of tubers in Chinese yam mm

品种 Variety	处理 Treatment	定植后天数 30	Days after field planting 60	90	120	150	180	210	240	270
桂淮 5 号 Guihuai 5	对照 Control	-	9.5 ± 0.7	25.4 ± 2.8	36.7 ± 0.4 a	44.3 ± 5.3 a	51.0 ± 1.9 b	61.1 ± 0.8 a	62.6 ± 9.9 a	64.7 ± 2.9 b
	GA ₃	-	-	-	36.9 ± 2.0 a	38.3 ± 2.2 a	64.7 ± 4.4 a	73.3 ± 8.0 a	80.5 ± 4.5 a	76.3 ± 7.8 b
	PP ₃₃₃	-	-	-	31.8 ± 1.0 b	31.7 ± 2.3 a	60.6 ± 4.2 ab	67.0 ± 7.8 a	86.4 ± 6.8 a	106.7 ± 3.7 a
桂淮 16 Guihuai 16	对照 Control	6.3 ± 0.9	11.1 ± 0.9	24.7 ± 1.0 b	30.9 ± 1.6 a	29.0 ± 1.5 a	31.9 ± 0.8 ab	29.0 ± 1.3 a	-	-
	GA ₃	-	-	30.0 ± 1.0 a	31.1 ± 1.3 a	27.1 ± 0.5 a	28.6 ± 1.0 b	30.7 ± 0.79 a	-	-
	PP ₃₃₃	-	-	29.3 ± 1.6 a	31.0 ± 0.6 a	28.4 ± 2.2 a	33.3 ± 1.8 a	33.3 ± 2.73 a	-	-

2.4 外源 GA_3 和 PP_{333} 对山药零余子形成的影响

外源 GA_3 和 PP_{333} 喷施植株叶面, 对地上部的影响最直接, PP_{333} 处理中的植株茎枝粗壮且节间明显缩短, 而 GA_3 处理茎枝节间增长 (图 1)。

外源 GA_3 和 PP_{333} 处理中的零余子的外形也发生了明显的变化 (图 2)。 PP_{333} 处理的‘桂淮 16’零余子大部分形状不规则, 呈多头分裂畸形, 零余子畸形率极显著地高于 GA_3 处理 and 对照; GA_3 处理中的畸形零余子数最少, 显著地低于对照。

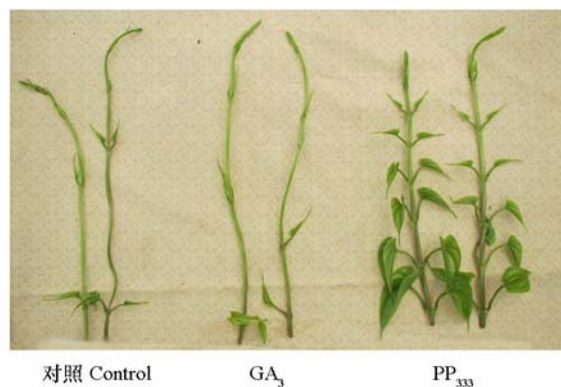


图 1 各处理的‘桂淮 5 号’茎枝形态特征比较

Fig. 1 The comparison of stem characteristic of Guihuai 5 under different treatments

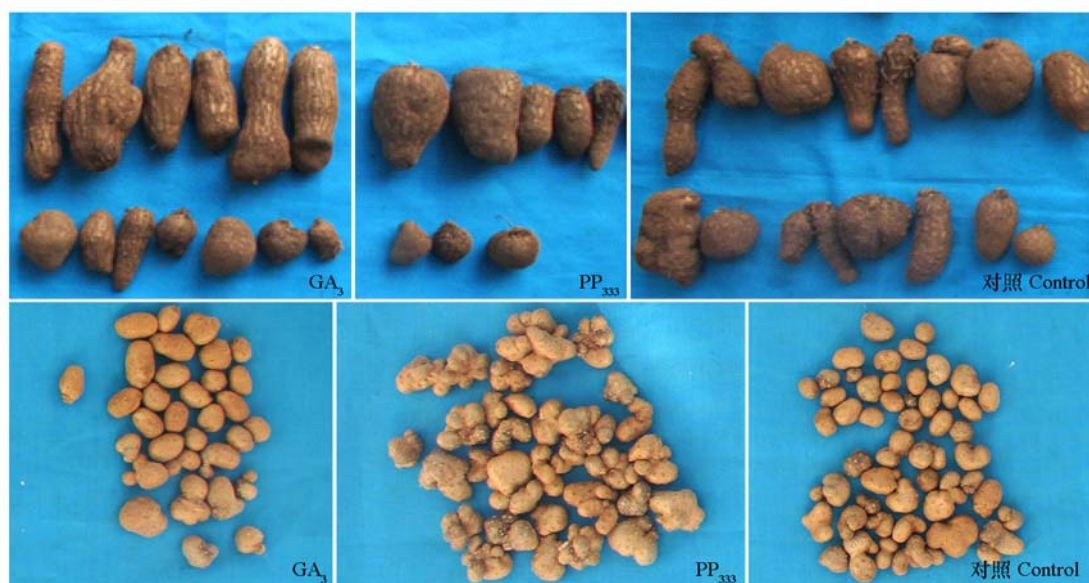


图 2 各处理‘桂淮 5 号’ (上) 和‘桂淮 16’ (下) 零余子形态比较

Fig. 2 The comparison of bulbil characteristic of ‘Guihuai 5’ (upper) and ‘Guihuai 16’ (under) under different treatments

与对照相比, 外源 GA_3 显著增加两个品种零余子的长度, 而宽度变化不明显, 从而显著增加了单个零余子质量, 但显著降低单株零余子产量。

与 GA_3 相反, 外源 PP_{333} 显著地降低两个品种零余子的长度, 而不同程度地增加其宽度, 显著地增加单株零余子产量 (表 7)。

因此, 外源 GA_3 和 PP_{333} 对零余子的影响刚好相反, 可能由于它们改变了山药植株体内的 GA_3 含量而引起的生物学效应, 符合它们的生理效应。

表 7 外源 GA₃ 和 PP₃₃₃ 对山药零余子形成的影响
Table 7 Effects of exogenous GA₃ and PP₃₃₃ on bulbil formation of Chinese yam

品种 Variety	处理 Treatment	单株产量/g Total weight of bulbil per plant	单个质量/g Weight of single bulbil	零余子长度/mm Bulbil length	零余子宽度/mm Bulbil width	畸形零余子率/% Ratio of abnormal bulbils
桂淮 5 号 Guihuai 5	对照 Control	296.67 ± 10.99 b	33.30 ± 0.80 b	60.0 ± 2.1 b	31.8 ± 1.8 a	13.08 ± 1.94 a
	GA ₃	220.34 ± 9.24 c	37.20 ± 0.46 a	70.3 ± 3.3 a	28.6 ± 2.7 a	12.35 ± 1.13 a
	PP ₃₃₃	365.55 ± 19.91 a	29.33 ± 1.04 c	50.0 ± 3.6 c	34.9 ± 1.7 a	16.24 ± 2.61 a
桂淮 16 Guihuai 16	对照 Control	40.46 ± 1.22 b	0.65 ± 0.01 b	11.33 ± 0.3 b	9.84 ± 0.3 b	19.62 ± 2.76 b
	GA ₃	35.10 ± 0.75 c	0.89 ± 0.02 a	15.7 ± 0.5 a	9.35 ± 0.1 b	9.55 ± 0.78 c
	PP ₃₃₃	49.47 ± 1.56 a	0.68 ± 0.03 b	10.1 ± 0.2 c	11.85 ± 0.1 a	72.17 ± 1.28 a

3 讨论

山药研究起步较晚,近 10 多年来,仅有中国、韩国、日本少数学者对山药的生长特性、生长调控等方面进行过报道。Matsumoto 等(2013)研究认为,薯蓣块茎的生长期可以分为起始期、膨大期和成熟期 3 个时期。梁任繁等(2011)将山药的伸长划分为前、中、后 3 个时期。本研究综合山药单个块茎生长过程中的质量、长度和宽度的动态变化规律明确了其生长发育进程,可划分为 3 个时期:块茎形成期、膨大期、成熟期,但在发育时期的起止和长度上与前人有差异,这可能与种植的品种、自然条件、栽培管理方式等不同有关。本试验中的两个山药品种块茎生长发育进程不同,小薯型‘桂淮 16’块茎形成较‘桂淮 5 号’早,导致进入块茎膨大期的起始不同,这与前人的研究结果(Shiwachi et al., 1999, 2001)相似,且大薯型和小薯型山药的膨大期长短也不一样,为在不同的生育期采取相应的促控措施提供了科学的依据。

赤霉素属于一种四环双萜类植物激素,具有打破休眠、刺激细胞伸长、加速细胞分裂及维管束分化刺激植物生长的作用(Junttila, 1993; Lale & Gadre, 2010; Mesejo et al., 2013)。本研究结果表明,外源 GA₃ 喷施促进块茎成熟期新块茎的形成和增加单株块茎质量,从而增加产量,与前人结果一致。Yoshida 等(2008)研究表明 25 ~ 200 mg · L⁻¹ 外源赤霉素处理山药植株,其单株块茎鲜质量比对照高。Kim 等(2003a, 2003c)认为 GA₃ 处理能显著地增加块茎的产量和块茎大小。本研究结果表明 200 mg · L⁻¹ 外源 GA₃ 比 300 mg · L⁻¹ 更有利于增产,GA₃ 浓度过高会产生负效应,不利于增产。推测可能是由于过高浓度 GA₃ 处理减少了山药植株的叶片数,导致光合作用器官减少了,光合产物降低而不能更大幅度增产(Yoshida et al., 2008)。在洋葱(刘玮 等, 2011)、彩色马蹄莲(朱立 等, 2012)等植物中均存在 GA₃ 处理使叶片数减少的现象。同时,GA₃ 处理显著地增加零余子的长度和单个零余子质量,减少数量,也与前人结果一致。Yoshida 等(2008)研究表明 GA₃ 处理后植株的叶片数变少,这可能会导致零余子的数量的减少,且对照中每株零余子的鲜质量比 GA₃ 处理中的高。龙雯虹等(2011)的研究表明山药零余子的生长需要高含量 GA₃。

本研究结果还表明,与对照相比,在块茎膨大期,外源 GA₃ 处理的‘桂淮 5 号’和‘桂淮 16’单株块茎总质量显著低于对照,且单个块茎质量均在定植后 150 d 显著低于对照。此时,外源 GA₃ 对块茎的生长没有起到促进作用,反而表现出抑制作用,与块茎成熟期的 GA₃ 表现不同。分析其原因可能与 GA₃ 调节同化物的分配有关。进入块茎膨大期,块茎和零余子均为生长中心,竞争同化物分配,但零余子较块茎与叶片距离更近,喷施 GA₃ 后,促进更多同化物流向零余子,导致流向地下块茎的同化物减少,而抑制块茎的膨大;膨大期结束进入成熟期时,零余子已经成熟,不再是生长中心,此时同化物均流向地下块茎,大大促进了地下新生块茎的生长,显著提高了单株产量。Yoshida 等(2001, 2002, 2004, 2007, 2008)的研究结果表明,赤霉素 GA₃ 处理抑制了零余子、茎枝、花

序的生长, 反过来促进了贮藏在枝条里的光合产物向地下块茎的转移, 促进了地下新块茎的生长。真正原因是否如此, 还需要深入研究。

零余子常因较小而很少食用和很少用作繁殖, 造成浪费, 采用 GA_3 处理降低畸形零余子的比率, 增大和增加质量, 从而使零余子能够食用或用作繁殖, 提高生产效益。

多效唑 (PP_{333}) 主要通过抑制细胞色素 P450 单加氧酶的活性, 阻断内根—贝壳杉烯形成内根—贝壳杉烯酸的氧化反应 (Rademacher, 2000), 减少 GA 的前体的形成, 阻抑内源 GA 的合成, 降低内源活性 GA 含量, 抑制植物的生长。研究表明, 外源 PP_{333} 处理山药植株后, 在块茎膨大期, 单株块茎总质量及单个块茎质量、大型薯‘桂淮 5 号’块茎长度和宽度均显著地低于 GA_3 处理, 表明外源 PP_{333} 显著地抵制了山药膨大期块茎的生长。在块茎膨大期结束即零余子成熟期时, 与 GA_3 相比, PP_{333} 处理显著地抑制了零余子的伸长而促进了零余子的增粗, 极显著增加单株零余子产量。在块茎成熟期, 单株块茎数、单株块茎总质量显著低于 GA_3 处理, 而块茎平均宽度显著地高于 GA_3 处理, 表明外源 PP_{333} 处理抑制成熟期新块茎的形成和降低单株产量, 与赤霉素处理结果相反。这与赤霉素合成抑制剂处理能促进薯蓣地上部分的生长而抑制块茎的膨大 (Onjo & Hayashi, 2001)、烯效唑处理增加山药零余子最后鲜质量 (Yoshida et al., 2007), 助壮素处理极大地增加零余子的产量和大个零余子的比率 (Kim et al., 2003b) 等结果一致。推测原因是 PP_{333} 抑制了植株体内赤霉素的合成, 降低活性赤霉素含量, 减少光合产物向地下块茎转运。

外源 GA_3 喷施地上部植株后, 对块茎中的内源激素的含量特别是 GA_3 的含量有怎样的影响, GA_3 与山药块茎的膨大之间有什么关系, 即引起块茎产生这些生物学效应的深层机理有待深入研究。

References

- Junttila O. 1993. Interaction of growth retardants, daylength, and gibberellins A19, A20, and A1 on shoot elongation in Birch and Alder. *J Plant Growth Regul*, 12: 123 - 127.
- Kim S K, Lee S C, Kim K M, Lee B H, Lee I J. 2003a. Possible residual effects of gibberellic acid and gibberellin biosynthesis inhibitors on sprouting, early bulbil formation and tuber yield in Chinese yam. *J Agronomy & Crop Science*, 189: 428 - 432.
- Kim S K, Lee S C, Shin D H, Jang S W, Nam J W, Park T S, Lee I J. 2003b. Quantification of endogenous gibberellins in leaves and tubers of Chinese yam, *Dioscorea opposita* Thunb. cv. Tsukune during tuber enlargement. *Plant Growth Regul*, 39: 125 - 130.
- Kim S K, Lee S C, Lee B H, Choi H J, Kim K U, Lee I J. 2003c. Bulbil forming and yield responses of Chinese yam to application of gibberellic acid, mepiquat chloride and trinexapac-ethyl. *J Agron Crop Sci*, 189: 255 - 260.
- Kim S K, Kim J T, Jang S W, Lee S C, Lee B H, Lee I J. 2005a. Exogenous effect of gibberellins and jasmonate on tuber enlargement of *Dioscorea opposita*. *Agron Res*, 3: 39 - 44.
- Kim S K, Shon T K, Park S Y, Lee S C, Kim H Y, Sohn E Y, Jang S W, Choo Y S, Kim K U, Lee I J. 2005b. Endogenous gibberellins in bulbils of Chinese yam during growth and storage. *Plant Prod Sci*, 8: 181 - 185.
- Lale G, Gadre R. 2010. Enhanced production of gibberellin A4 (GA_4) by a mutant of gibberella fujikuroi in wheat gluten medium. *J Ind Microbiol Biotechnol*, 37: 297 - 306.
- Liang Ren-fan, Li Chuang-zhen, Zhang Juan, He Long-fei, Wei Ben-hui, Gan Xiu-qin, He Hu-yi. 2011. Changes of matter accumulation and relative enzymatic activity during yam tuber development. *Acta Agronomica Sinica*, 37 (5): 903 - 910. (in Chinese)
- 梁任繁, 李创珍, 张娟, 何龙飞, 韦本辉, 甘秀芹, 何虎翼. 2011. 山药块茎发育中物质积累及相关代谢酶变化. *作物学报*, 37 (5): 903 - 910.
- Liu Fang, Yuan Hua-zhao, Shen Xin-jie, Liao Xiong, Li Tian-hong. 2013. Effects of GA_3 and PP_{333} on shoot growth and gene expression of gibberellins metabolism in *Prunus avium*. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 27 (3): 272 - 278. (in Chinese)
- 刘芳, 袁华招, 沈欣杰, 廖雄, 李天红. 2013. 外源 GA_3 和 PP_{333} 对甜樱桃新梢生长及赤霉素代谢关键基因表达的影响. *核农学报*, 27 (3): 272 - 278.

- Liu Wei, Ning Shu-xiang, Cui Cheng-ri, Xu Qi-jiang, Ma You-hui. 2011. Effect of gibberellin treatment on growth and development of tillered - onion. Journal of Northeast Agricultural University, 42 (7): 83 - 86. (in Chinese)
- 刘 玮, 宁淑香, 崔成日, 徐启江, 马有会. 2011. 赤霉素对分蘖洋葱生长发育影响研究. 东北农业大学学报, 42 (7): 83 - 86.
- Long Wen-hong, Guo Hua-chun, Xiao Guan-li, Wang Qiong. 2011. Variation of endogenous hormone and carbohydrate contents in growing yam bulbils. Acta Horticulturae Sinica, 38 (4): 753 - 760. (in Chinese)
- 龙雯虹, 郭华春, 肖关丽, 王 琼. 2011. 山药珠芽生长过程中激素和糖类物质含量的变化. 园艺学报, 4: 753 - 760.
- Matsumoto R, Kikuno H, Schiwachi H, Toyohara H, Takebayashi Y, Jikumaru Y, Kamiya Y. 2013. Growth of vine cuttings and fluctuations of concentrations of endogenous plant hormones in water yam (*Dioscorea alata* L.). Trop Agr Develop, 57 (1): 23 - 30.
- Mesejo C, Yuste R, Martínez-Fuentes A, Reig C, Iglesias D J, Primo-Millo E, Agustí M. 2013. Self-pollination and parthenocarpic ability in developing ovaries of self-incompatible Clementine mandarins (*Citrus clementina*). Physiol Plant, 148: 87 - 96.
- Onjo M, Hayashi M. 2001. Effect of gibberellins, abscisic acid and uniconazop-P on the growth of water yam (*Dioscorea alata* L.). Jpn J Trop Agr, 45: 133 - 141.
- Radmacher W. 2000. Growth retardants: Effects on gibberellin biosynthesis and other metabolic pathways. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular and Biology, 51: 501 - 531.
- Shiwachi H, Onjo M, Hayashi. 1999. Comparison of ecological characteristics of water yam (*D. alata* L.), Chinese yam (*D. opposita* Thunb.) and jinen-jo (*D. japonica* Thunb.). Jpn J Trop Agr, 43: 149 - 156.
- Shiwachi H, Onjo M, Hayashi M. 2001. Growth patterns of water yam (*Dioscorea alata* L.) introduced from high altitude areas of Nepal in temperate zone. Jpn J Trop Agr, 45: 15 - 21.
- Wang Jun-min, Li Chuang-zhen, He Long-fei, Xu Jing, He Hai-wang. 2012. Effects of combined application of forchlorfenuron and paclobutrazol on yam yield. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 12: 1636 - 1638. (in Chinese)
- 王军民, 李创珍, 何龙飞, 徐 晶, 何海旺. 2012. 氯吡脞和多效唑配施对山药产量的影响. 浙江农业科学, 12: 1636 - 1638.
- Xie De-rong, Yang Pei-jun, Cao Xiang-zhi, Zhang Pei-yuan. 1993. Discussion on the development and morphological nature of bulbil of *Dioscorea opposita* Thunb. The Journal of Northwest Agricultural University, 21 (1): 77 - 80. (in Chinese)
- 谢德镭, 杨培君, 曹祥志, 张培源. 1993. 薯蓣零余子发育与形态学本质探讨. 西北农业大学学报, 21 (1): 77 - 80.
- Yoshida Y, Ichikawa A, Takahashi M, Takahashi H, Kanda H. 2008. The effects of gibberellin concentration, treatment interval and commencement timing on the development of tubers and inflorescences in Chinese yam (*Dioscorea oppositifolia* L.) 'Ichoimo'. Plant Acta Hort, 774: 269 - 274.
- Yoshida Y, Takahashi H, Kanda H, Kanahama K. 2001. Interactive effects of photoperiods and plant growth regulators on the development of flowering spikes and tubers in Chinese yams (*Dioscorea opposita*) cv. Ichoimo. J Japan Soc Hort Sci, 70: 304 - 309.
- Yoshida Y, Takahashi H, Kanda H, Kanahama K. 2002. Interactive effects of photoperiods and plant growth regulators on the development of tubers and flowering spikes in Chinese yam (*Dioscorea opposita*) cv. Nagaimo. J Japan Soc Hort Sci, 71: 752 - 757.
- Yoshida Y, Takahashi H, Kanda H, Kanahama K. 2004. Interactive effects of photoperiods and plant growth regulators on the development of tubers and flowering spikes in Japanese yam (*Dioscorea japonica*). J Japan Soc Hort Sci, 73: 415 - 420.
- Yoshida Y, Takahashi H, Kanda H, Kanahama K. 2007. Effect of seed tuber weights on the development of tubers and flowering spikes in Japanese yams (*Dioscorea japonica*) grown under different photoperiods. J Japan Soc Hort Sci, 76 (3): 230 - 236.
- Zhou Ling, Wei Xiao-chun, Zheng Qun, Ma Ping. 2010. Effects of ABA and GA₃ on guar photosynthetic characteristics and endogenous hormones. Crops, (1): 15 - 20. (in Chinese)
- 周 玲, 魏小春, 郑 群, 马 萍. 2010. 脱落酸与赤霉素对瓜尔豆叶片光合作用及内源激素的影响. 作物杂志, (1): 15 - 20.
- Zhu Li, Zhou Yan, Li Feng, Sun Chao, Chu Rong. 2012. Effects of gibberellin on growth, physiology and biochemistry of *Z. hybrids*. Seed, 31 (9): 93 - 94. (in Chinese)
- 朱 立, 周 艳, 李 峰, 孙 超, 储 蓉. 2012. 赤霉素处理对彩色马蹄莲生长和生理生化的影响. 种子, 31 (9): 93 - 94.