

水稻抗倒伏性状影响因素研究进展

齐龙昌, 周桂香* (安徽荃银高科种业股份有限公司/农业部杂交水稻新品种创制重点实验室, 安徽合肥 230036)

摘要 从水稻倒伏的发生规律、影响水稻倒伏的3方面原因即环境因素、田间管理措施、遗传育种等展开了论述, 并就如何提高水稻抗倒伏能力提出了对策。

关键词 倒伏; 环境因素; 田间管理; 遗传育种

中图分类号 S11 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2019)09-0019-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.09.006

开放科学(资源服务)标识码(OSID): 

Advances in Research on Factors Influencing Lodging Resistance in Rice

QI Long-chang, ZHOU Gui-xiang (Winall hi-tech Seed Co., Ltd., Key Laboratory for the Creation and Production of New Hybrid Rice Varieties, Ministry of Agriculture, Hefei, Anhui 230036)

Abstract This paper mainly discussed the occurrence law of rice lodging, three factors that influence rice lodging, namely environmental factors, field management measures, genetic breeding and so on, put forward countermeasures on how to improve rice lodging resistance.

Key words Lodging; Environment factors; Field management; Genetic breeding

水稻是三大粮食作物之一,在我国大约有65%的人口以大米为主食^[1],其产量高低直接影响到国家粮食安全。因此,众多农业科学家一直以提高水稻产量为科研目标。“863攻关”“超级稻攻关计划”等使我国水稻总产从1978年的13 693.0万t增长到2016年的20 707.5万t,而种植面积却从3 442.1万hm²下降到3017.8万hm²^[2]。单产提高是水稻增产的原因,但不断地追求高产也带来了一定的弊端,其中一个就是倒伏。有研究表明^[3-6],倒伏不仅会导致机械收割困难,而且会因叶片和根系等器官受到抑制而影响光合产物的生成和运输,使籽粒千粒重下降,造成10%~40%的减产,更会引起病虫害加重和品质下降。水稻倒伏的发生是一个综合的、复杂的现象,除了受外界风雨的影响,还受到品种本身抗倒伏能力及水肥管理等因素的影响。随着20世纪60年代水稻矮秆基因的广泛应用,水稻倒伏得到了一定的缓解^[7]。但是株高的降低也带来了植株生物量的下降,进而限制了水稻高产的进一步发掘。适当增加株高以提高生物量,进而提高水稻产量的方法成为了高产育种的一条有效途径^[8]。但株高的增加又带来了倒伏的风险。笔者主要从引起水稻倒伏的各种原因、发生规律及研究进展进行归纳,提出了预防水稻倒伏的应对策略。

1 水稻倒伏发生规律

在生产上,水稻经常会发生不同程度的倒伏,一般分根倒伏和茎倒伏两种。根倒伏主要是由于根系入土不深,下层根系发育差导致的全株倒伏^[9]。茎秆倒伏发生的则更为普遍,主要是因为茎秆基部纤细,机械组织不发达引起的^[10]。一般情况下,水稻倒伏都具有根倒伏和茎倒伏的双重特点。

水稻倒伏的发生除了跟品种本身的抗倒性有关外,还跟水稻所处的生育时期、气候条件以及栽培管理有关。一般倒伏发生在水稻生长的中后期,尤其是乳熟到成熟这一时期。

此时水稻籽粒灌浆迅速,稻穗较重,如果遇到了诸如大风、大雨等外因,甚至由于自身抗倒性差等内因,则极易发生倒伏。我国属大陆性季风气候,高温期与多雨期一致。南方稻区一季稻的乳熟期到成熟期正处于8月下旬到9月中旬,此时台风等强对流天气多发。乳熟期水稻重心的上移,且下部生长趋向衰弱,更减弱了水稻的抗倒伏能力^[11]。如若此时有台风、暴雨等强对流天气的破坏,抗倒性弱的品种基本上会发生倒伏。

肥水管理不当的田块可能导致稻株的根系下扎不深,且分蘖旺盛,造成植株茎秆纤细而根系不稳^[12]。插秧深度过浅导致分蘖节位和根系多集中于地表附近,则水稻抗倒伏能力明显下降;钵育人工摆栽时,分蘖节全位于地上则更易引起水稻倒伏。有文献表明,水稻植株本身有一定的抗折力,当外界力量弱于抗折力时,水稻不发生倒伏,反之,则倒伏^[13-14]。避免倒伏的发生有两种方法,即提高抗折力和避开外力,因此,既可以通过育种和田间管理措施提高品种本身的抗折力来避免倒伏,也可以通过适当调整生育期避开外力的危害来避免倒伏。

2 影响水稻倒伏的3方面原因

2.1 环境因素对水稻倒伏性的影响 风、雨是对水稻倒伏性状影响最大的环境因素^[15-17]。从力学的角度出发,水稻是否发生倒伏取决于其自身抗倒力和致倒力的力量对比^[18]。如果外界致倒力如大风、大雨等产生的致倒力大于品种自身抗倒力,则倒伏发生。有报道显示^[19],台风带来的大风、大雨可以使水稻倒伏造成的减产达50%以上。尤其是在水稻抽穗后21~28 d,此时是水稻倒伏的敏感期^[20],若是遇到大风、大雨,则水稻发生倒伏的概率将大大提高。

2.2 田间管理对水稻倒伏性状的影响

2.2.1 土壤耕作对倒伏性的影响。 土壤耕作可以创造良好的土壤表面状态和耕层,协调土壤水、肥、气、热的关系,为水稻根系生长创造良好的吸收环境^[21-23]。土壤紧实度对水稻生长的影响主要是通过土壤对根生长的机械阻力,而且可以

基金项目 合肥市关键技术研究重大专项(ZR201809200180)。

作者简介 齐龙昌(1989—),男,安徽蚌埠人,硕士,从事水稻栽培研究。*通信作者,研究员,硕士,从事水稻栽培研究。

收稿日期 2018-12-06

抑制养分的转化^[24]。加强对土壤耕作层的深耕,能起到软化土壤、减少土壤阻力的作用,可以保证水稻根系下扎的深且发达,对地上部植株的支撑力也较强^[25]。因此应尽可能地加深土壤耕作层的深度,使根系繁茂,增强水稻抗倒伏能力。

2.2.2 水肥管理对倒伏性的影响。水分和养分是影响水稻生长的另两个因素。长期灌深水会使水稻地上部生长繁茂而纤细;由于土壤供氧不足,根系发育不良,进而导致其下扎不深且不牢;解毒能力也下降,容易受土壤中有毒有害物质的侵害而影响水稻的生长。张忠旭等^[26]研究表明,高肥区一般发生倾斜型或倒型倒伏,中肥区易发生倾斜型倒伏,而低肥区一般不发生倒伏。过量的养分摄入,不但不能增加产量,反而会因为摄入了过量肥料而生长旺盛,导致叶片披垂而相互遮挡,茎秆也纤细,形成了不利于水稻生长的小气候,易发生病虫害,进而导致水稻倒伏现象的发生,造成减产。养分不足,同样会产生不利于水稻抗倒性的影响。如水稻的生理机能因为养分不足而提前衰退,叶片和叶鞘等过早枯死。

施用氮肥可促进水稻地上部生长,产生较大的生物学产量。但是过量施氮,就会造成植株徒长,穗数过多,穗型偏小,结实率也有下降的趋势^[27]。有研究表明^[28-29],施氮量增加可使水稻植株变高,抗折力矩增大,茎秆充实度降低,倒伏指数增加,抗倒伏能力降低。彭显龙等^[30]研究了习惯施肥、氮肥综合管理和控释掺混肥等处理对水稻抗倒伏能力的影响,结果表明,氮肥综合管理即优化氮肥施用处理可以增强水稻的抗倒伏能力。徐艳玲^[31]做了不同施肥处理下水稻生长和病虫害发生的研究,结果表明,适量施肥不仅会改善田间植株生长状况,还会增强抗逆性和减少病虫害的发生,进而增强水稻抗倒伏能力。

众所周知,硅肥和钾肥可以促进植株细胞壁木质化和硅质化以及纤维素含量增加等促进水稻茎秆粗壮,机械性能改善,抗倒伏能力增强^[32]。有研究表明^[33],在水稻幼穗发育时期施用 120~150 kg/hm² 的氯化钾或硫酸钾可使水稻植株茎秆变粗,抗倒伏能力增强。孙加威等^[34]研究表明,适宜施钾量(120 kg/hm²)可以促进茎秆变粗,抗倒伏能力增强,而过高或过低的施钾量均不利于水稻抗倒伏的提升。施用硅肥,不但可以提高细胞壁强度,使植株茎叶挺拔,还可以增加水稻每公顷穗数、每穗实粒数和千粒重^[25]。赵海成等^[35]研究了施用硅肥可以提高水稻茎秆各节间的抗折力,而且还得出氮肥和硅肥各自最佳施用量是二者优化施用量的最佳选择。范永义^[36]也研究得出,施用硅肥可以提高茎秆基部节间直径和壁厚,缩短节间长度,提高抗倒伏能力。因此,只有优化肥料的施用,才能使水稻茎秆粗壮,延缓衰老,提高水稻的抗倒伏能力^[29,37]。

2.2.3 病虫害对倒伏性的影响。病虫害同样会对水稻抗倒伏能力造成很大的影响。影响水稻倒伏性的病害主要有稻瘟病、纹枯病等,虫害主要有二化螟、三化螟、稻飞虱等。一旦茎秆组织遭受病虫害危害,遇大风大雨等强对流天气就会发生倒伏。有研究报道^[38],病虫害发生严重的地区,水稻倒伏情况发生严重。嵇东等^[39]调查研究后,发现病虫害发生

严重的淮北地区,水稻倒伏现象也较严重。

2.2.4 种植密度对倒伏性的影响。田间管理不仅仅是肥水管理,种植密度同样重要。移栽密度或直播种子量同样是重要的影响倒伏发生的因素。适宜的种植密度可以起到增产的目的,但是随着密度的增大,其表观倒伏率也呈增大趋势^[40]。密度大,加剧了水稻对环境因素中水、肥、光、气、热的争夺,最后就会导致各植株生长不良,茎壁厚度和茎秆粗度降低且基部节间伸长,降低了水稻群体的抗性,产生倒伏^[41]。有研究表明^[42],不同密度下肥水优化处理对水稻抗倒伏性影响不同,低密条件下茎秆抗折力提高了 46.8%,而高密条件下提高了 44.6%。张明聪等^[37]也得到了相似的结论。所以,适当的稀植可一定程度上提高水稻抗倒伏能力。不论是直播水稻,还是育苗移栽,都要控制好水稻的密度,让其在最适宜的密度下生长。

2.3 遗传因素对水稻倒伏性的影响

2.3.1 株高与水稻抗倒伏性的关系。水稻株高既属于受多基因控制的数量性状,又是受单基因控制的质量性状。其一般受 1~3 对主效基因控制并受微效基因调控。株高作为影响水稻抗倒性的决定性因素,一直是学者们研究的重点之一。杨守仁等^[43]研究认为,水稻抗倒伏性与株高成反比,与茎粗成正比。这一点也得到了关玉萍等^[44]学者的认可,即株高越高,水稻抗倒伏性就越弱。然而,科研人员在追求水稻抗倒伏能力提高的同时,也不能忽视产量的提高或稳定。水稻矮化育种的成功,一定程度上解决了高产和抗倒的矛盾。水稻分为高秆、半矮秆和矮秆 3 种类型。有学者认为^[45],半矮秆水稻株高在 75~102 cm。由于矮秆基因和半矮秆基因应用到水稻育种中,水稻株高大大降低了。这也使得现在育成的大部分品种耐肥抗倒性得到巨大提高。一般育种思路都是在保证产量的前提下,尽量降低株高。近些年来,水稻产量性状一直得不到突破性的提高,其中很大一部分原因就是株高较矮,限制了产量的进一步提升。因此,在育种上应该偏向于选择茎秆粗壮的组合,在栽培管理上应该控制好株高。适当提高株高可以增加植株的生物学产量,有利于改善水稻群体的通风透光状况,进而在保证收获指数的情况下,提高产量^[46-47]。

2.3.2 茎鞘组成物质、结构与水稻抗倒性的关系。水稻茎秆主要由节和节间组成。节可以增强外部的弯曲载荷能力。而节间的构成因素主要有表皮,机械组织,薄壁组织和维管束等。表皮中有一部分细胞会硅质化和木质化,这可以增强茎秆的强度。维管束既是输导组织也是机械增强组织。茎秆的复合结构是其表现出优良力学特性的前提^[48]。而茎鞘干物质质量的多少则是各种构成茎秆因素的直接表现。理论上说,茎秆干物质含量高,则其抗倒伏性就强。何巧林^[49]研究表明,成熟期茎鞘干物质含量高,水稻抗倒伏能力强。陈宾宾等^[50]研究表明:不同种植方式对水稻的干物质积累等影响显著,且茎秆充实度越高,水稻抗倒伏性越好。杨惠杰等^[51]就不同品种茎鞘干物质转运与抗倒性之间的关系做了研究,结果表明:随着干物质转运的增加,水稻的抗折力下

降,呈极显著负相关。由此可见,水稻的抗倒伏能力与干物质积累量及其转运有较大关系,二者达到平衡状态,会加大品种的抗倒力。因此,在育种过程中,选育干物质积累量和转运达到最佳状态的新组合,衡量标准就是高产和抗倒性协调统一。

2.3.3 穗型对水稻抗倒伏的影响。水稻穗型按不同的划分标准,有不同的名称。按穗的直立程度可划分为直立、半直立和弯曲 3 种穗型;按每穗粒数可分为小穗型、中穗型和大穗型;也有根据二次枝梗籽粒着生方式和着粒密度分类的^[52]。不论何种分类,不同穗型对水稻倒伏能力的影响是不同的。胡雅杰等^[53]研究了钵苗机插密度对不同穗型水稻抗倒伏能力的影响,结果表明不同穗型品种的抗折力和弯曲力矩随着密度的降低而增加,倒伏指数呈下降趋势,抗倒伏能力加强;且大穗型品种要适当降低密度,增加每穗粒数来获得高产;中穗型要兼顾穗数和每穗粒数来提高产量;小穗型品种就需要提高穗数来获得高产。这也说明,不同穗型品种在高产的同时,其抗倒伏能力的保持和提高原理是不同的。

3 防止水稻倒伏的对策

3.1 控制肥水管理 肥水管理是田间管理的重要措施。总体上,水稻生产采取干湿交替的方式可以达到协调土壤供气、供肥,改善水稻生长的温湿度,利于建立水、肥、光、气、热较协调的田间小气候^[54]。对于移栽田,针对不同时期有不同的水分管理要求。返青期:稻田要保持浅水层(3~5 cm),为秧苗创造一个温湿度较适宜的环境,促进早发新根,加速返青。水层太浅或太深都不利于秧苗返青。分蘖期:水稻分蘖的适宜田间含水量是处于土壤饱和水和浅水层之间,此种水分含量下,利用土壤昼夜温差大,促进分蘖早生快发且成穗率也较高。幼穗发育期:此时水稻处于生理需水临界期,加之晒田后土壤水分损失量大,要加大水分的供给,保证水分充足。抽穗开花期:此时的水稻对水分的敏感度仅次于孕穗期。受旱,抽穗和开花困难。一般要求此时要保证田间有水层,不仅可以保证抽穗需水,也可以一定程度上抵消高温对水稻的伤害。灌浆结实期:宜采取间歇灌溉,保持土壤湿润,做到“以水调气,以气养根,以根保叶”,保证水稻不早衰。成熟期:此时要排干水分,利于收获。如果是直播田,水分管理则区别于移栽田。不论是水直播,还是附泥旱直播,播种后应保持浅水层,以满足种子萌发对水分的需要。其次,出苗后应适时排水晒田,促进扎根立苗,待田间出现小裂缝时,再灌跑马水。等到三叶期后灌潜水,促分蘖。之后的水分管理同移栽田。当然,不论是移栽田还是直播田,在分蘖盛期应进行适度晒田,以促进无效分蘖的死亡和根系的下扎。

控制氮肥施用量。适宜施氮量不仅可以提高生物产量和经济产量,还可以改善水稻的营养价值;过量的氮肥,不仅会造成肥料浪费,产量下降,还会导致水稻生长得过于嫩绿而纤细,易发生倒伏和病虫害^[55-56]。因此,适宜的氮肥用量,可以保证高产,也可以使水稻生长健壮,利于抗倒。

增施钾、硅肥。钾肥和硅肥可以促进水稻茎秆细胞壁加厚,纤维素增加,缩短基部节间长度以及增加茎粗,提高水稻

抗倒伏能力^[35,57]。但是,不论是硅肥还是钾肥,都存在最佳施用量。有研究认为^[34,49],钾肥对水稻抗倒伏性的影响大于硅肥;硅肥过多不利于水稻对其吸收,而钾肥过多和过低都不利于水稻抗倒伏性的提高。因此,在水稻幼穗分化期采取增施适量硅、钾肥才能提高水稻的抗倒伏性^[33]。

3.2 控制栽培密度 有研究表明,随着种植密度的增加,作物的倒伏率增高,即倒伏率和密度有极显著正相关^[58-59]。种植密度过大,茎秆长粗比增加,干物质含量相对降低,茎秆壁变薄,硬度也下降。因此,水稻的抗倒伏能力也下降。合理稀植能保证高产所需的穗数,避免群体内植株相互竞争生长因子,还可以保证植株生长健壮,增强水稻抗倒伏能力。

水稻宽窄行栽植方式具有控制水稻密度,合理分布植株群体,提高稻田通风透光性、减轻病虫害发生、加速干物质积累及提高抗倒伏能力的优势^[60]。有研究表明^[61],水稻采取宽窄行栽培的平均产量为 9 931.5 kg/hm²,比常规栽培方式增产 1 853.4 kg/hm²。

3.3 加强病虫害防治 病虫害不仅可以引起水稻减产,品质变劣,还可以使水稻抗倒伏能力下降^[62-63]。加强病虫害防治工作,可以使水稻植株保持健壮,增强抗倒伏能力。

3.4 使用化控药剂降低株高 水稻化控药剂即植物生长调节剂,可以调控水稻生理生化过程,如促进细胞分裂和组织分化,抑制顶端优势,调控营养生长及时向生殖生长转变及提高植株抗病、抗倒伏能力等作用。有研究表明,施用多效唑、吨田宝和矮壮素等均可降低水稻株高,缩短节间长度,增加茎基宽,增强抗倒性,且对产量影响不明显^[64]。这一点辛丽丽等^[65]也得到相似的结论。

3.5 加强抗倒性强的品种选育 加强抗倒性良好的新品种选育是提高水稻抗倒性的根本。我国水稻育种经历了矮化育种、杂种优势利用育种和绿色超级稻培育 3 次飞跃。而被称为第一次绿色革命的矮化育种,实现了我国水稻产量的第一次飞跃。虽然矮秆品种单株生产力略微下降,但是由于其耐密抗倒的特性,其群体产量能够得到大幅度提高^[66]。我国早期农业着重采取驯化育种;20 世纪初期的孟德尔遗传学推动了遗产育种技术和理论的发展;20 世纪 50 年代基于 DNA 双螺旋结构确立的分子生物学奠定了分子育种的基础,包括后期的转基因技术和 CRISPR/Cas9 基因编辑系统;20 世纪 90 年代的基因组学的发展使设计育种包括基因编辑育种成为可能。因此,在选育高产、优质、抗逆、抗倒及好制种的优秀品种上更容易了。传统育种和现代育种技术的结合,定向改良甚至选育新的抗倒性极强的新品种(组合),将是未来解决水稻高产和抗倒这一矛盾的必由之路。

4 结语

水稻倒伏一直是稻田生产及制种不可回避的问题。加强水稻抗倒伏性的研究,对于提高水稻抗倒伏性,保证水稻高产稳产具有重要意义。有研究表明,水稻的抗倒伏性受到基因的加性、显性、上位性及基因和环境的互作等影响,是一个复杂的数量性状^[67]。随着分子生物学的发展及分子标记技术的应用,倒伏性的遗传机理将会被发现。基因编辑技术

是研究基因功能对生物体基因进行定向改造的有力工具。近年来,随着 CRISPR/Cas9 技术的快速发展,其在作物育种领域应用也越来越多^[68]。目前,市场上推广的品种多为抗倒性较强的品种,加上日渐成熟的各种田间管理措施以及现代育种技术,水稻倒伏问题将会得到有效控制甚至彻底解决。

参考文献

- [1] 辛良杰,李秀彬.近年来我国南方双季稻区复种的变化及其政策启示[J].自然资源学报,2009,24(1):58-65.
- [2] 国家数据[DB/OL]. [2018-10-20]. <http://data.stats.gov.cn/easyquery.htm?cn=COI>.
- [3] 史占忠,王晓明.水稻倒伏原因及防御技术措施[J].北方水稻,2014,44(4):56-58,60.
- [4] KASHIWAGI T,ISHIMARU K. Identification and functional analysis of a locus for improvement of lodging resistance in rice[J]. Plant physiology, 2004,134(2):676-683.
- [5] 苏仕华,王珏,孙成亮,等.水稻倒伏对产量影响的调查与分析[J].北方水稻,2008,38(6):41-43.
- [6] 赵新勇,邵在胜,吴艳珍,等.花后人为模拟倒伏对超级稻生长、产量和品质的影响[J].中国生态农业学报,2018,26(7):980-989.
- [7] 张秋英,欧阳由男,戴伟民,等.水稻基部伸长节间性状与倒伏相关性分析及 QTL 定位[J].作物学报,2005,31(6):712-717.
- [8] 王士强,顾春梅,沈巧梅,等.水稻倒伏发生规律及防御技术的研究进展[J].北方水稻,2011,41(5):69-72.
- [9] TERASHIMA K. Eco-physiological study of root lodging tolerance in direct-seeded rice cultivars[J]. Japan agricultural research quarterly, 1997,31(3):155-162.
- [10] 郭云建,赵献成,姚雄,等.高产水稻倒伏发生的原因与防治技术[J].四川农业科技,2008(12):23.
- [11] 徐正进,张树林,周淑清,等.水稻穗型与抗倒伏性关系的初步分析[J].植物生理学通讯,2004,40(5):561-563.
- [12] 王丹.不同密度下肥水优化对寒地水稻抗倒伏性能的影响[D].哈尔滨:东北农业大学,2011.
- [13] 袁志华,冯宝萍,赵安庆,等.作物茎秆抗倒伏的力学分析及综合评价探讨[J].农业工程学报,2002,18(6):30-31.
- [14] 杨利,游艾青,范先鹏,等.湖北省水稻倒伏原因调查与预防策略[J].湖北农业科学,2007,47(6):880-882.
- [15] 次仁曲宗,落桑曲加,顿多吉.西藏山南地区近 30 年来大风天气特征分析[J].西藏大学学报(自然科学版),2015,30(2):28-32.
- [16] 李小坤,李云春,鲁剑巍,等.强降雨致洪涝灾害下不同因素对水稻倒伏的影响[J].自然灾害学报,2012,21(6):99-103.
- [17] 梅少华,梅金先,陈兴国,等.洪涝灾害对水稻生产的影响评估及抗灾对策研究[J].作物杂志,2011(2):89-93.
- [18] 王勇,向波,洗季夏,等.水稻抗倒伏研究现状及存在的问题[J].广西农业科学,2007,38(2):141-144.
- [19] 矫江,李禹尧.黑龙江省水稻倒伏原因与防御对策研究[J].黑龙江农业科学,2012(8):1-5.
- [20] 申广勤,石英尧,黄艳玲,等.水稻抗倒伏特性及其与茎秆性状的相关性研究[J].中国农学通报,2007,23(12):58-62.
- [21] 陆欣来.免耕和少耕[J].耕作与栽培,1985,17(2):1-7.
- [22] 曹敏建.耕作学[M].北京:中国农业出版社,2002:168-176.
- [23] 马世均.国外旱地农业的发展现状[J].中国农学通报,1989,7(2):30-31.
- [24] 赵诚高,赵渭生.土壤紧实度与土块分配对水稻生长的影响及耕作方法的调节[J].土壤学报,1979,16(3):265-276.
- [25] 赵黎明,顾春梅,陈淑洁,等.水稻倒伏研究及其影响因素分析[J].北方水稻,2009,39(4):66-70.
- [26] 张忠旭,陈温福,杨振玉,等.水稻抗倒伏能力与茎秆物理性状的关系及其对产量的影响[J].沈阳农业大学学报,1999,30(2):81-85.
- [27] 高群兰,汤小兰,周兴山,等.不同氮肥用量水平对水稻生长及产量影响[J].北方水稻,2015,45(6):32-34,38.
- [28] 陈书强,赵海新,杜晓东,等.氮肥运筹对黑龙江省第三积温带水稻抗倒伏能力的影响[J].华北农学报,2015,30(S1):390-394.
- [29] 石扬娟,黄艳玲,申广勤,等.氮肥用量和栽培密度对水稻茎秆力学特性的影响研究[J].中国农学通报,2008,24(7):101-106.
- [30] 彭显龙,梁辰,于彩莲,等.氮肥优化管理对稻花香抗倒伏能力的影响[J].东北农业大学学报,2017,48(8):45-50,87.
- [31] 徐艳玲.氮肥对水稻生长的影响[J].现代农业科技,2014(19):27,30.
- [32] HOSSAIN K A,HORIUCHI T,MIYAGAWA S. Effects of powdered rice chaff application on lodging resistance, Si and N contents and yield components of rice(*Oryza sativa* L.) under shaded conditions[J]. Acta Agron Hungarica, 1998,46(3):273-281.
- [33] 黄殿瑞.水稻防倒三措施[J].河南农业,2000(5):21.
- [34] 孙加威,李娜,王春雨,等.栽插方式和施钾量对杂交水稻抗倒伏能力的影响[J].核农学报,2017,31(12):2408-2417.
- [35] 赵海成,李红宇,陈立强,等.硅氮配施对寒地水稻产量品质及抗倒性的影响[J].上海农业学报,2018,34(4):36-42.
- [36] 范永义.硅钾处理对杂交水稻 B 优 827 抗倒伏性和产量的影响[D].绵阳:西南科技大学,2018.
- [37] 张明聪,刘元英,罗盛国,等.养分综合管理对寒地水稻抗倒伏性能的影响[J].中国农业科学,2010,43(21):4536-4542.
- [38] 金立军,刘永兵.浅析水稻倒伏的原因及对策[J].农技服务,2015,32(11):45.
- [39] 嵇东,孙妍,张正环,等.淮北地区水稻倒伏原因及预防措施[J].现代农业科技,2011(21):116,118.
- [40] 许俊伟,孟天瑶,弗培培,等.机插密度对不同类型水稻抗倒伏能力及产量的影响[J].作物学报,2015,41(11):1767-1776.
- [41] 杨世民,谢力,郑顺林,等.氮肥水平和栽插密度对杂交稻茎秆理化特性与抗倒伏性的影响[J].作物学报,2009,35(1):93-103.
- [42] 王丹.不同密度下肥水优化对寒地水稻抗倒伏性能的影响[D].哈尔滨:东北农业大学,2011.
- [43] 杨守仁,张龙步,王进民.水稻理想株形育种的理论和方法初论[J].中国农业科学,1984,17(3):6-13.
- [44] 关玉萍,沈枫.水稻抗倒伏能力与茎秆物理性状的关系及对产量的影响[J].吉林农业科学,2004,29(4):6-11.
- [45] 卢永根,王国昌,王润华.四个水稻矮生性基因源的表型表现和遗传传递的研究[J].华南农业大学学报,1987,8(4):20-30.
- [46] 徐正进,张龙步,陈温福,等.从日本超高产品种(系)的选育看梗稻高产的方向[J].沈阳农业大学学报,1991,22(S1):27-33.
- [47] 章忠贵,刘斌美,许学,等.水稻株高变异的农艺性状与抗倒伏研究[J].核农学报,2010,24(3):430-435.
- [48] 周本谦,冯汉保,张弗天,等.复合材料的仿生探索[J].自然科学进展,1994,4(6):713-725.
- [49] 何巧林.钾硅配施对水稻抽穗扬花期耐高温能力及抗倒伏性的影响[D].雅安:四川农业大学,2017.
- [50] 陈宾宾,孙伟,臧家祥,等.不同种植方式对寒地梗稻干物质积累与茎秆抗折力的影响[J].北方水稻,2018,48(1):4-8,12.
- [51] 杨惠杰,杨仁崔,李义珍,等.水稻茎秆性状与抗倒性的关系[J].福建农业学报,2000,15(2):1-7.
- [52] 刘坚,陶红剑,施思,等.水稻穗型的遗传和育种改良[J].中国水稻科学,2012,26(2):227-234.
- [53] 胡雅杰,曹伟伟,钱海军,等.钵苗机插密度对不同类型水稻品种产量、株型和抗倒伏能力的影响[J].作物学报,2015,41(5):743-757.
- [54] 尹必文,吴文革,魏安季,等.不同水分管理对杂交水稻产量及其构成的影响[J].杂交水稻,2011,26(6):37-39.
- [55] 王爱梅.氮肥施用量对水稻生长的影响[J].现代农业科技,2008(3):133.
- [56] 黄成亮.施氮量对不同秧苗素质垦梗 5 号产量的影响[J].北方水稻,2018,48(5):11-14.
- [57] 范永义,杨国涛,陈敬,等.硅钾肥配施对水稻茎秆理化性状及抗倒伏能力的影响[J].西北植物学报,2017,37(4):751-757.
- [58] 田保明,杨光圣,曹刚强,等.农作物倒伏及其影响因素分析[J].中国农学通报,2006,22(4):163-167.
- [59] 马晓君,路明远,邢春景,等.群体密度对夏玉米穗下茎秆性状及抗倒伏力学特性的影响[J].玉米科学,2018,26(4):118-125.
- [60] 刘晓龙.水稻钵苗宽窄行移栽机构的优化设计与试验研究[D].杭州:浙江理工大学,2015.
- [61] 伍峰.水稻宽窄行栽培技术推广研究[J].园艺与种苗,2015(4):11-13.
- [62] 卢仲良,孔学梅,袁文龙,等.水稻病虫害对水稻危害程度及经济性状与产量的影响[J].现代农业科技,2012(15):91,93.
- [63] 杨宏.病虫害对水稻种植的危害及病虫害防治技术探讨[J].种子科技,2017,35(6):93-94.
- [64] 梁玉凤,王浩.水稻化控药剂应用效果研究[J].农民致富之友,2018(7):176.
- [65] 辛丽丽,郑桂萍,由洪江,徐明岩.寒地水稻化控技术研究[J].农民致富之友,2015(8):82.

可反映该类细胞非特异性免疫功能的强弱,云芝多糖能明显增加小鼠血清溶菌酶含量,促进巨噬细胞的非特异性免疫功能,发挥抗肿瘤作用。香菇多糖能激活巨噬细胞,增强细胞毒作用,提高 NKC 活性,诱导白细胞聚集发挥抗肿瘤作用^[22]。海带硫酸多糖能激活小鼠腹腔巨噬细胞,提高小鼠腹腔巨噬细胞的过氧化物酶活性及其吞噬功能,从而抑制小鼠 S180 肉瘤^[23]。

3.2 对肿瘤细胞的直接抑制作用 杨瑾等^[24]提取板桥党参多糖研究抗肿瘤活性,对板党多糖干预昆明小鼠的抑瘤率、安全性评价、体外增殖抑制 3 个方面进行测评,结果表明当板党多糖剂量为 100 和 200 mg/kg 时,其抑瘤率分别为 34.16%、37.59%,虽然比环磷酰胺组抑瘤率低,但相对安全且无毒副作用,在体外增殖抑制方面显示,板党多糖 10 ug/mL 对 MCF-7 细胞的抑制作用不明显,100、500、1 000 ug/mL 对 MCF-7 细胞的抑制率随质量浓度增加而升高,呈良好的质量浓度依赖性,证明板党多能够直接抑制肿瘤细胞活性。还有学者研究牛膝多糖能提高荷瘤小鼠自然杀伤细胞(NKC)的活性,ABPS 100 mg/kg ip 能提高 LPS 诱导的 TNF- α 及 NO 的产生和 NOS 的活性,提高 T-淋巴细胞增殖能力,并对肿瘤细胞起不同程度的杀伤和抑制作用^[25]。

3.3 对癌基因的影响 p53 作为公认的抗癌基因,与细胞凋亡关系密切,其表达产物对细胞增殖起负调节作用,表达产物增多意味着癌细胞活性下降^[26]。魏小龙等^[27]利用 Northern 杂交和狭线杂交的定量检测方法,发现低分子量(1 000~2 000 u)地黄多糖(LRPS)可使小鼠 Lewis 肺癌细胞内的正调控基因 *c-fos* 基因表达明显增加,负调控基因 *c-myc* 基因表达明显减少,又采用 RT-PCR 的方法检测体外多糖对 p53 基因表达水平的影响,结果 p53 基因表达明显增加。董兰凤等^[28]采用附子多糖和酸性多糖以腹腔注射和灌胃 2 种给药途径对荷瘤小鼠(S180、H22)进行抑瘤率研究,结果显示 2 种多糖均提高了抑癌基因 p53 和 *Fas* 的表达,有显著的抑瘤作用。

3.4 多糖改变肿瘤细胞膜的生长特性 多糖对肿瘤细胞膜的影响主要与唾液酸(SA)和磷脂(PI)转换有关。SA 位于细胞膜表面糖蛋白和糖脂的聚糖链末端,与细胞膜的许多功能有关,具有阻碍病原体附着细胞及使细胞产生免疫抗体的作用。肿瘤细胞膜 SA 含量的降低,与肿瘤细胞转移、相关抗原的表达和免疫应答细胞的过程相关。PI 转换是指存在于细胞膜与内质网上的磷脂酸肌醇在其激酶催化下发生磷酸化反应的过程^[26]。周永^[19]从大肠杆菌中提取的荚膜多糖能抑制 B16-BL16 黑色素瘤细胞及 MDA-MB-231 乳腺癌细胞的转移,并能降低 B16-BL16 对内皮细胞、细胞间的黏附分子、选择性蛋白的黏附作用。

4 展望

先进的提取、分离、纯化技术的发展,将极大地提高多糖

的分离纯化效率。多糖可通过促进细胞凋亡、细胞周期阻滞等机制而直接抑制肿瘤细胞生长,同时可作为免疫增强剂,通过增强机体免疫力而抑制肿瘤的发生、发展。因此,多糖作为一种潜在的新抗肿瘤药物资源,具有良好的应用前景。

参考文献

- [1] 李志平. 巢湖蓝藻多糖的分离、纯化及理化性质研究[D]. 合肥:安徽大学,2014.
- [2] 左绍远,钱金猷. 云南产红花蜂花粉多糖的分离提取及含量测定[J]. 时珍国医国药,2012,23(11):2765-2766.
- [3] 罗永会,张翠香,徐春萍,等. 慈姑多糖的提取研究[J]. 热带农业工程,2012,36(3):5-8.
- [4] 曾婷,彭梅,杨娟. 仙茅多糖的分离纯化及结构分析[J]. 中国实验方剂学杂志,2016,22(16):53-57.
- [5] 吴素萍,徐建宁. 酶法提取枸杞多糖的研究[J]. 食品科技,2007,32(8):114-117.
- [6] 于翠芳,朱英莲,王世清. 复合酶法提取枸杞多糖工艺[J]. 食品研究与开发,2014,35(4):40-43.
- [7] 滕利荣,孟庆繁,刘培源,等. 酶法提取百合多糖及其体外抗氧化活性研究[J]. 吉林大学学报(理学版),2003,41(4):538-542.
- [8] 胡斌杰,陈金锋,王官南. 超声波法与传统热水法提取灵芝多糖的比较研究[J]. 食品工业科技,2007,28(2):190-192.
- [9] 浦跃武,王金全. 超声波提取玛咖多糖的工艺研究[J]. 食品科技,2010,33(3):174-177.
- [10] 聂金媛. 几种中草药中活性多糖的提取及分离分析[D]. 重庆:重庆大学,2004.
- [11] 王丽,赵颖,崔换天,等. 基于 IL-7 的甘草多糖抗肿瘤机制的研究[J]. 天津中医药,2016,33(6):373-377.
- [12] 黄璞,谢明勇,晏少平,等. 响应曲面法优化微波辅助提取黑灵芝孢子多糖工艺研究[J]. 食品科学,2007,28(10):200-203.
- [13] 张自萍. 微波辅助提取技术在多糖研究中的应用[J]. 中草药,2006,37(4):630-632.
- [14] 刘红梅,周晓秋,姚亚楠,等. 北极海参多糖的分离纯化及抗肿瘤活性研究[J]. 济南大学学报(自然科学版),2016,30(5):403-408.
- [15] 程轩轩,张旭红,杨慧文,等. 白藜多糖的分离纯化及抗氧化活性研究[J]. 中草药,2017,48(20):4219-4223.
- [16] 熊伟,谭德勇,陈贵元,等. 云南天然钝顶螺旋藻片多糖提取工艺的正交实验优化与脱色脱蛋白方法研究[J]. 时珍国医国药,2010,21(11):2925-2927.
- [17] 曹永强,张健,赵雯,等. 植物乳杆菌胞外多糖的分离纯化及其乳化特性[J]. 食品科学,2016,37(17):7-13.
- [18] 吕乐,布热米古丽·买买提,艾尔肯·依不拉音. 新疆吐鲁番、喀什葡萄树伤流液多糖分离纯化及其抗氧化活性比较研究[J]. 西北药学杂志,2016(2):124-130.
- [19] 周永. 多糖类抗肿瘤作用的研究进展[J]. 海峡药学,2010,22(2):102-104.
- [20] 高向东. 海洋炭团菌多糖与银杏内酯结构与功能研究[D]. 南京:南京大学,2001.
- [21] 李明松,袁爱力,张万岱,等. 树突状细胞诱导的抗肿瘤免疫诱导移植瘤细胞凋亡并抑制其增殖[J]. 世界华人消化杂志,2000,8(1):56-58.
- [22] WANG H X, NG T B, OOI V E, et al. A polysaccharide-peptide complex from cultured mycelia of the mushroom *Tricholoma mongolicum* with immunoenhancing and antitumor activities[J]. Biochemistry and cell biology, 1996,74(1):95-100.
- [23] 吴梧桐,高美凤,吴文俊. 多糖的抗肿瘤作用研究进展[J]. 中国天然药物,2003,1(3):182-186.
- [24] 杨瑾,董兴高,袁德培,等. 板桥党参多糖抗肿瘤活性实验研究[J]. 湖北民族学院学报(医学版),2014,31(1):6-8.
- [25] 李宗锴,李电东. 牛膝多糖的免疫调节作用[J]. 药学报,1997,32(12):881-887.
- [26] 季宇彬,肖凤,汲晨峰. 多糖抗肿瘤研究进展[J]. 上海医药,2007,28(7):309-311.
- [27] 魏小龙,茹祥斌. 低分子量地黄多糖体外对 Lewis 肺癌细胞 p53 基因表达的影响[J]. 中国药理学通报,1998,14(3):245-248.
- [28] 董兰凤,刘京生,苗智慧,等. 附子多糖对 H22 和 S180 荷瘤小鼠的抗肿瘤作用研究[J]. 中国中医基础医学杂志,2003,9(9):14-17.

(上接第 22 页)

- [66] 吴比,胡伟,邢永忠. 中国水稻遗传育种历程与展望[J]. 遗传,2018,40(10):841-857.

- [67] 梁康迢,王雪仁,章清杞,等. 基因型×环境互作效应对水稻茎秆抗倒性杂种优势的影响[J]. 福建农业大学学报,2000,29(1):12-17.
- [68] 薛满德,龙艳,裴新梧. 基因编辑技术及其在作物育种中的应用与安全管理[J]. 中国农业科技导报,2018,20(9):12-22.