

抽穗期不同程度水分胁迫对水稻产量和根叶渗透调节物质的影响

蔡昆争¹, 吴学祝¹, 骆世明^{1,*}, 王 维²

(1. 华南农业大学热带亚热带生态研究所, 广州 510642; 2. 华南农业大学农学院, 广州 510642)

摘要:抽穗期是水稻生长对干旱胁迫比较敏感的时期,而渗透调节是作物适应逆境的重要生理机制之一。以水稻品种丰华占为实验材料,在人为控制水分的盆栽条件下,对水稻生长的抽穗期分别进行不同时间长短的控水处理,研究干旱胁迫对水稻干物质积累、产量、根系及叶片渗透调节物质的变化规律及其生理调节机制。结果表明,不同程度干旱胁迫后叶片水势均显著下降,除长期控水处理(12d)的可溶性糖含量下降外,其余控水处理(3~9d)的根系和叶片的有机渗透调节物质可溶性糖、游离氨基酸、脯氨酸均大幅度上升,而且水分胁迫程度越高,上升幅度越大,根系与叶片表现一致,但叶片的渗透调节能力大于根系,而根系的反应比叶片更迅速和敏感。短期干旱胁迫(3d 和 6d)再复水后根系和叶片的有机渗透调节物质含量可恢复到对照水平,而长期干旱胁迫(9d 和 12d)则不能。除长期干旱(控水 12d)造成无机离子显著下降外,其他不同程度的干旱胁迫后根系和叶片的无机离子 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等含量则变化不大或轻微下降。水分胁迫后水稻根系、茎叶和穗干物质积累显著下降,抽穗期短期控水(3d)对产量没有明显影响,而控水 6, 9, 12 d 分别使产量下降 12.09%, 48.55%, 58.30%。不同控水处理均显著增加叶片的水分利用效率,控水时间越长,水分利用效率越高。研究结果表明了水稻在抽穗期经受短期干旱胁迫能有效地进行渗透调节,产量影响较小,而有机渗透调节物质比无机离子对干旱胁迫的反应更为敏感。

关键词:水稻;干旱;渗透调节;渗透调节物质;抽穗期;产量

文章编号:1000-0933(2008)12-6148-11 中图分类号:S511, S181 文献标识码:A

Influences of different degrees of water stress at heading stage on rice yield and osmolytes in leaves and roots

CAI Kun-Zheng¹, WU Xue-Zhu¹, LUO Shi-Ming^{1,*}, WANG Wei²

1 Institute of Tropical and Subtropical Ecology, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

2 College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(12): 6148 ~ 6158.

Abstract: Water stress is one of the important ecological factors affecting rice yield and quality, and plants adapt to drought stress using different strategies at different growth stages. A great deal of studies showed that rice plant is very sensitive to water stress during the heading stage. Understanding of the physiological mechanisms of drought resistance for rice is of importance to guide rice water-saving technology. Osmolyte accumulation (OA) is frequently viewed as a key putative mechanism responsible for crop's tolerance to drought conditions. It is believed that this process has effects on sustaining

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30100107, 30600468);国家教育部博士点基金资助(2000065402);广东省自然科学基金资助项目(20000636)

收稿日期:2007-06-25; **修订日期:**2008-08-25

作者简介:蔡昆争(1970~),男,云南曲靖人,博士,副教授,从事农业生态和作物生理生态研究. E-mail: kzcai@scau.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. Email: smluo@scau.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30100107 and 30600468), Doctoral Fund of the Ministry of Education of China (No. 2000065402) and Guangdong Natural Science Foundation (No. 20000636)

Received date:2007-06-25; **Accepted date:**2008-08-25

Biography: CAI Kun-Zheng, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in agroecology and crop stress eco-physiology. E-mail: kzcai@scau.edu.cn

cell and tissue activity of the plant under drought conditions. When drought occurs, osmotic potential in plant will decrease, organic substances (soluble sugar, proline, amino acid etc.) and inorganic ions (Ca^{2+} 、 K^{+} 、 Na^{+} etc.) will accumulate to some extent. So far, osmotic adjustment of rice plant during water stress has not been widely studied. Rice variety Feng-Hua-Zhan was selected through pot experiment to study the effects of water stress on dry matter accumulation, yield, inorganic and organic osmolytes in leaf and root. Water was withheld for different number of day during heading stage. The results showed that leaf water potential decreased significantly after water stress. Except for soluble sugar in root and leaf which decreased after 12 d of water withheld, organic osmolytes including soluble sugar, proline and free amino acid in leaf and root increased significantly in various drought treatments. The organic osmotic regulated matter increased with increasing severity of water stress. Osmotic adjustment in root was positively correlated to that in leaf, but root was more sensitive to water stress than the leaf did. Organic osmolytes content in root and leaf could return to the normal level after re-watering for short term drought treatment (water being withheld for 3 and 6 d) but not for long term drought treatment (water being withheld for 9 and 12d). Inorganic osmolytes including K^{+} 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} showed no significant change after drought treatment except for long term drought treatment (water being withheld for 12d). Dry matter accumulation of root, stem, leaf and panicle were also significantly reduced under drought conditions, yield decreased by 12.09%, 48.55% and 58.30%, respectively under drought treatment for 6, 9 and 12 d. Drought treatment with different time duration could significantly increase water use efficiency (WUE) of rice leaves, the longer water stress continued, the higher WUE was. These results suggest that rice plant could effectively maintain its physiological equilibrium by adjusting itself to short term drought conditions and the organic osmotic regulated matter responds to droughts more sensitively than the inorganic ions do at heading stage.

Key Words: rice; drought; osmotic adjustment; osmolyte; heading stage; yield

水稻(*Oryza sativa* L.)是我国主要的粮食作物之一,在不同生育期间经常会受到干旱胁迫的影响。目前大多数研究集中在干旱胁迫对水稻生长发育^[1~3]、干物质积累和运转及光合特性^[4~9]、产量及品质的影响等^[2,10,11]方面。研究认为抽穗孕穗期是水稻对水分胁迫最敏感的时期,干旱将导致产量显著下降甚至绝收,稻米品质也下降,而分蘖期影响较小^[2]。邵玺文等^[11]研究表明,拔节孕穗期水分胁迫抑制了水稻的生长发育,造成单位面积有效穗、穗粒数、千粒重降低从而严重影响水稻经济产量。灌浆期和乳熟期干旱造成叶片水势下降,光合速率降低,茎鞘的贮藏物质或剑叶输出率明显降低,籽粒碳水化合物摄取力显著下降,水稻叶、根、穗的分配指数均降低,茎鞘的分配指数升高^[4,6,7,10]。有研究表明,花后水分亏缺促进了水稻茎秆贮藏物质向籽粒的运转,但由于影响稻光合作用从而使得结实率和粒重均有不同幅度的降低^[9,12]。另外结实期干旱胁迫造成米质下降,通过增加氮肥施用和间歇灌溉将土壤水势的低限控制在-15 kPa时,可以有效改善稻米品质^[2,10]。而对于抽穗期不同程度干旱胁迫后水稻的渗透调节及补偿作用机制研究较少。渗透调节是植物忍耐和抵御逆境的一种适应性反应,也是提高水分利用率最重要的生理机制之一^[13]。逆境胁迫下,细胞通过大量积累可溶性物质(渗透调节物质)来维持一定的膨压,以维持植物生长、气孔运动和光合作用等生理过程的正常进行^[14]。因此本研究在抽穗期通过模拟不同程度自然干旱来探讨水稻根系、叶片中可溶性渗透调节物质含量的变化规律及贡献大小及补偿机制,从而揭示作物的耐旱机制,为抗旱栽培和育种提供理论依据和参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料及实验设计

供试品种为生产上推广应用的优质籼稻品种丰华占。实验于2004年8月~11月在华南农业大学农学院试验基地的温室内进行。采用盆栽实验,土壤为水稻土,土壤有机质含量为18.36 g/kg,速效氮为97.68 mg/kg,速效磷为50.61 mg/kg,速效钾为166.08 mg/kg。所用塑料盆直径大小为30 cm,高40 cm,其中每盆装

风干土 15 kg, 施肥量为每盆施尿素 0.2 g 和复合肥 0.2 g, 作为基肥施入。在水稻生长到 5~6 片叶时进行移栽, 每盆 3 棵苗。在水稻生长的抽穗期设置 5 个处理: 即抽穗后控水 3 d, 6 d, 9 d, 12 d, 其余时间恢复供水, 分别用代号表示为 H3, H6, T9, H12。各干旱处理在控水结束时的土壤水势分别为 (-0.12 ± 0.02) MPa, (-0.42 ± 0.07) MPa, (-0.70 ± 0.05) MPa, (-1.01 ± 0.14) MPa。对照(CK)为一直保持水层。每个处理设 3 个重复, 随机排列。

整个实验过程取样 5 次, 在每次控水处理结束后进行取样, 分别取水稻的根系与叶片进行有关渗透调节物质含量的测定。即在抽穗后第 1 天, 第 4 天, 第 7d, 第 10 天, 第 13 天分别进行取样, 测定植株干物质积累、叶片和根系的有机和无机渗透调节物质含量。在控水结束后通过测定叶片的光合速率和蒸腾速率, 从而计算叶片的水分利用效率。成熟时测定产量及穗粒结构。叶片水势和无机渗透调节物质含量测定取植株倒 2 叶, 有机渗透调节物质取剑叶测定。取样时先取地上部, 然后将泥土与根系从盆中取出, 用水慢慢冲洗, 把根系从泥土中分离, 获得根系样品。

1.2 测定指标和方法

1.2.1 干物质积累及产量指标

在每次取样时分根系、茎叶、穗部不同部位测定干物重量。成熟期分别考察各处理的每科穗数、每穗粒数、结实率、千粒重、产量。

1.2.2 叶片的水分利用效率

叶片的水分利用效率 = 光合速率 / 蒸腾速率。采用英国 PP Systems 公司生产的 CIRAS-1 便携式光合作用测定仪测定不同干旱处理叶片的光合速率、蒸腾速率, 通过计算得到叶片的水分利用效率。

1.2.3 土壤和叶片水势

(1) 土壤水势 每次控水处理结束时, 在叶片和根系有关生理指标取样前取盆栽下面 10 cm 深土壤, 采用美国 Yamato 公司产的 WP4 露点水势仪测定土壤水势。

(2) 叶片水势 在每次控水处理结束后取植株倒 2 叶测定。

1.2.4 有机渗透调节物质

(1) 可溶性糖含量的测定 用蒽酮法进行^[15]。取不同处理的新鲜水稻剑叶或根系 0.3 g 放入刻度试管加入 5~10 ml 蒸馏水, 封口后置沸水浴 30 min, 冷却后过滤并定容到刻度。待测液 0.5 ml 加 1.5 ml 蒸馏水加 6.5 ml 蒽酮试剂, 混匀, 在室温下显色在 630 nm 波长比色测定。

(2) 游离氨基酸含量的测定 用水合茚三酮法进行^[15]。取不同处理的新鲜水稻剑叶或根系 0.5 g, 用 10% 乙酸提取, 1ml 待测液加无氯氨水 1.0 ml, 然后依次加入 3.0 ml 水合茚三酮试剂、0.1 ml 0.1% 抗坏血酸, 沸水浴显色 20 min, 冷却后加入 80% 乙醇并定容至 20 ml, 在 570 nm 波长比色测定。

(3) 脯氨酸含量的测定 用酸性水合茚三酮法进行^[15]。取不同处理的新鲜水稻剑叶或根系 0.5 g 放入具塞试管, 加 5 ml 3% 磺基水杨酸, 沸水浴中提取 10 min。吸取滤液 2 ml 加入 2 ml 冰醋酸及 2 ml 酸性茚三酮, 沸水浴显色 30 min。冷却后用甲苯萃取, 于分光光度计 520 nm 波长处比色测定。

1.2.5 无机渗透调节物质

称取不同处理的叶片(倒 2 叶)和根系 0.3 g 烘干磨碎样品于消化管中, 加入 5 ml 高氯酸和 15 ml 浓硝酸浸泡静置过夜, 然后在消化炉上于 180°C 下消煮至透明色, 冷却后用去离子水定容至 50 ml, 用 Virian 公司(美国)产的 SpectrAA 220FS 火焰原子吸收光谱仪进行 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的测定。

1.3 数据处理及统计方法

所有数据处理及统计分析采用 Excel 和 SPSS 统计软件进行分析整理。

2 结果与分析

2.1 抽穗期不同程度土壤干旱对叶片水势的影响

抽穗期各种控水处理均引起水稻叶片水势的显著降低(表 1), 控水时间越长, 降低幅度越大。控水 3 d

(H3)和6 d(H6)处理在控水结束后叶片水势分别比对照降低了0.34,0.72 MPa,降低幅度为23.78%,51.80,但在复水后均可逐渐恢复到对照水平,到抽穗后13 d时与对照已经没有差异。控水较长时间(9 d和12 d)的H9和H12处理在控水结束后叶片水势值下降幅度较大,分别比对照降低1.41 MPa和1.60 MPa,且H9处理在复水4d后仍然显著低于对照,比对照降低0.34 MPa,降低幅度为24.81%。

表1 抽穗期不同程度土壤干旱对水稻叶片水势的影响(-MPa)

Table 1 Effects of water stress at heading stage on leaf water potential

处理 Treatment	抽穗后天数 Days after heading (d)				
	1	4	7	10	13
CK	-1.35 ± 0.03	-1.43 ± 0.08a	-1.39 ± 0.03a	-1.08 ± 0.12a	-1.37 ± 0.07a
H3		-1.77 ± 0.11b	-1.40 ± 0.21a	-1.22 ± 0.03a	-1.28 ± 0.03a
H6			-2.11 ± 0.02b	-1.45 ± 0.06b	-1.43 ± 0.04a
H9				-2.49 ± 0.03c	-1.71 ± 0.03b
H12					-2.97 ± 0.10c

(1) CK 为对照 well-watered, H3, H6, H9, H12 分别表示在抽穗期控水3d, 6d, 9d, 12d, H3, H6, H9, H12 represent water withheld 3d, 6d, 9d, 12 days at heading stage respectively; (2) 同一列数据中字母不同者表示差异性显著($p < 0.05$), Data with different letters are significantly different($p < 0.05$) in the same column

2.2 抽穗期土壤干旱对根系和叶片有机渗透调节物质含量的影响

2.2.1 对可溶性糖含量的影响

除最长时间12 d控水处理(H12)外,其他各处理在控水结束后叶片和根部的可溶性糖含量均显著高于对照(图1),而且根系比叶片的上升幅度要大。控水时间越长,可溶性糖积累越多,且复水后均不能迅速恢复到对照水平,始终显著高于对照。H3处理、H6处理和H9处理在控水结束后叶片可溶性糖含量分别比对照增加9.88%,22.53%和29.10%,根部分别比对照增加25.53%,29.27%和46.88%,在复水后均始终显著高于对照。H12处理在控水结束后叶片和根部的可溶性糖含量反而显著低于对照,分别比对照低19.44%和57.69%。

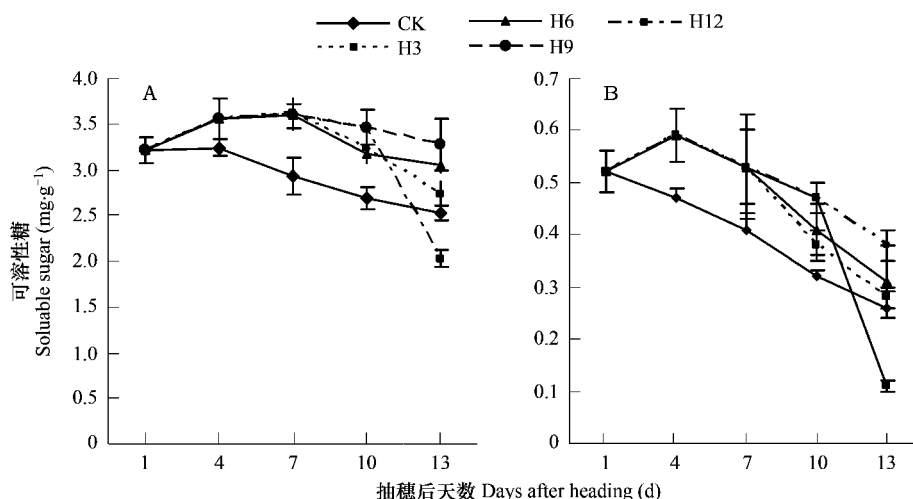


图1 抽穗期不同程度水分胁迫对叶片(A)和根部(B)可溶性糖含量的影响

Fig. 1 Change of soluble sugar content in leaf(A) and root(B) of rice after water stress at heading stage

2.2.2 对脯氨酸含量的影响

控水处理后,水稻叶片和根部脯氨酸的含量显著上升,而且根部远比叶片上升的幅度大。控水时间越长,脯氨酸积累越多,如图2。在控水结束后,H3处理、H6处理、H9处理和H12处理叶片脯氨酸含量分别比对照升高14.35%、134.91%、182.70%和252.40%,根部分别比对照升高了32.63%、179.79%、290.69%和

412.89%, 上升幅度极大, 可见脯氨酸对水分胁迫敏感性较高。H3 处理和 H6 处理的叶片和根部脯氨酸含量在复水后均可逐渐恢复到对照水平。H9 处理在复水后的抽穗后的 13 d 时叶片和根部脯氨酸含量还不能恢复到正常水平, 分别比对照升高 193.08% 和 297.40%。

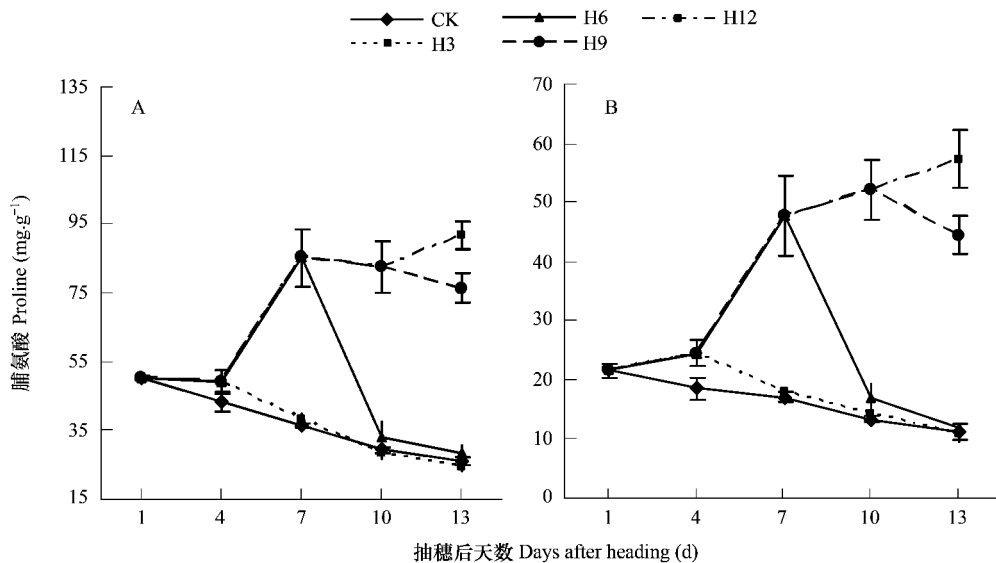


图2 抽穗期不同程度水分胁迫对叶片(A)和根部(B)脯氨酸含量的影响

Fig. 2 Change of proline content in leaf(A) and root(B) of rice after water stress at heading stage

2.2.3 对游离氨基酸含量的影响

从图3可以看出, 正常水作情况下, 水稻叶片和根部的游离氨基酸含量从抽穗后开始逐渐下降, 而在水分胁迫下, 水稻叶片和根部的游离氨基酸含量均显著升高。H3 处理和 H6 处理在复水后叶片和根部的氨基酸含量除 H3 处理叶片含量外均可逐渐恢复到对照水平。H9 处理在水分胁迫结束后叶片和根部氨基酸含量分别比对照升高 56.53% 和 124.59%, 且复水后在抽穗 13 d 时仍然显著高于对照。H12 处理在水分胁迫结束后叶片和根部氨基酸含量分别比对照升高 72.13% 和 159.97%。

2.3 抽穗期土壤干旱对根叶无机渗透调节物质含量的影响

2.3.1 对钾离子含量的影响

各处理对水稻叶片和根部的钾离子含量影响不同(图4)。H3 处理在控水结束后叶片钾离子含量与对照没有显著差异, 复水后在抽穗后第 7 天和第 10 天显著低于对照, 分别比对照降低了 22.36% 和 20.19%, 到花后 13 d 时却与对照没有显著差异; 而根部在控水结束后与对照没有显著差异, 复水后在抽穗后第 7 天也没有明显差异, 但到抽穗后第 10 天和第 13 天时却显著高于对照, 分别比对照升高了 15.88% 和 8.27%。H6 处理在控水结束后叶片钾离子含量显著降低, 比对照降低 26.79%, 复水后有所升高, 但到抽穗后第 13 天时依然比对照略低, 但差异不显著; 而根部在控水结束后以及复水后钾离子含量与对照没有显著差异。H9 处理在控水结束后叶片和根部钾离子含量均显著高于对照, 分别比对照高 23.10% 和 75.75%, 复水后在抽穗后第 13 天叶片钾离子浓度可恢复到对照水平, 但根部却比对照高 31.67%。H12 处理在控水后叶片钾离子含量没有显著变化, 但根部比对照升高 15.36%。

2.3.2 对钙离子含量的影响

各处理对水稻钙离子含量的影响不同(图5), 同一处理叶片和根部钙离子含量变化也存在差异。H3 处理在控水结束后叶片钙离子含量与对照没有显著差异, 复水后在抽穗后第 7 天和第 10 天显著低于对照, 分别比对照低 18.51% 和 12.60%, 但到第 13 天时却又恢复到对照水平; 而根部在控水结束后比对照低 20.39%, 复水后在抽穗后 7 d 时却显著高于对照, 比对照高 15.53%, 随复水时间的增长, 根部钙离子含量逐渐恢复到

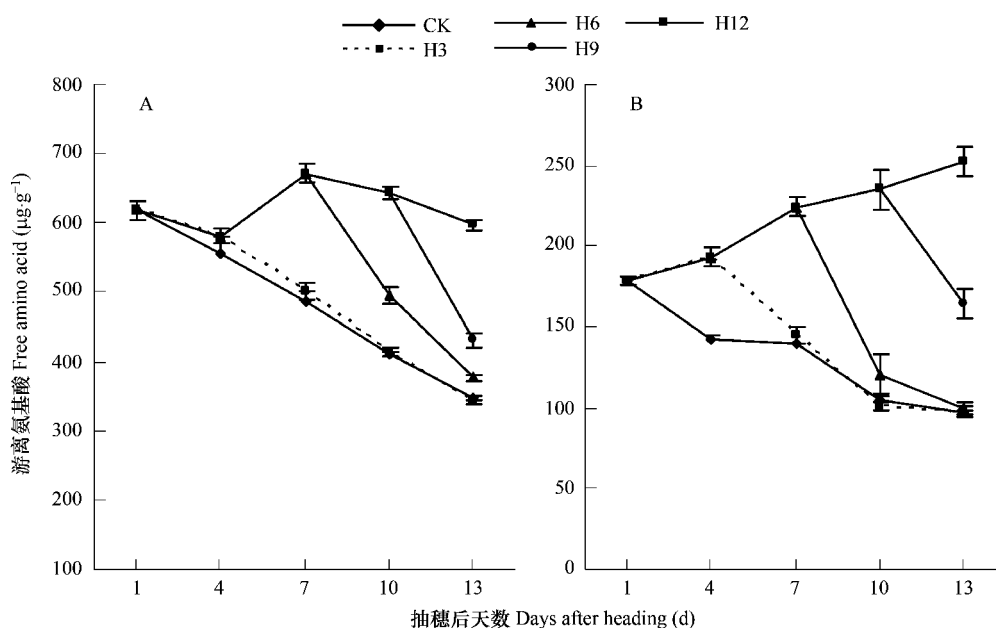


图3 抽穗期不同程度水分胁迫对叶片(A)和根部(B)游离氨基酸含量的影响

Fig. 3 Change of free amino acid content in leaf(A) and root(B) of rice after water stress at heading stage

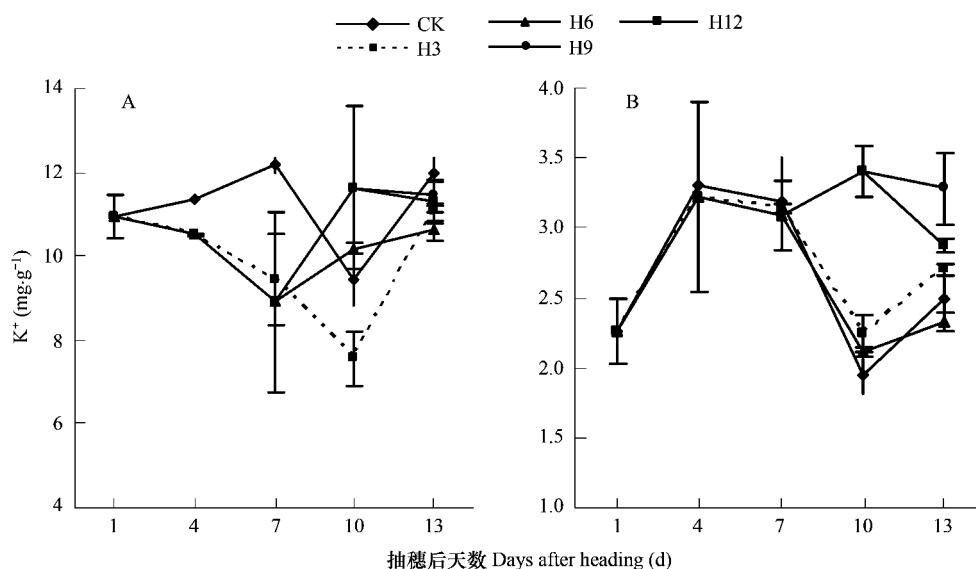


图4 抽穗期不同程度水分胁迫对叶片(A)和根部(B)钾离子含量的影响

Fig. 4 Change of K⁺ content in leaf(A) and root(B) of rice after water stress at heading stage

对照水平。H6 处理在控水结束后叶片和根部钙离子含量均显著低于对照,复水后叶片钙离子含量始终显著低于对照,而根部钙离子含量先升高后降低,到抽穗后第 13 天时比对照低 9.92%。H9 处理在控水结束后叶片和根部钙离子含量与对照没有显著差异,但复水后却显著低于对照,在抽穗后第 13 天时分别比对照低 37.70% 和 32.40%。H12 处理在控水后叶片和根部钙离子含量显著低于对照,分别比对照降低 34.72% 和 29.17%。

2.3.3 对镁离子含量的影响

各处理在控水结束后叶片镁离子含量均显著降低(图 6),H3 处理、H6 处理、H9 处理和 H12 处理在控水结束后分别比对照降低 13.18%,32.31%,9.79% 和 31.79%,且复水后均不能恢复到对照水平,始终显著低

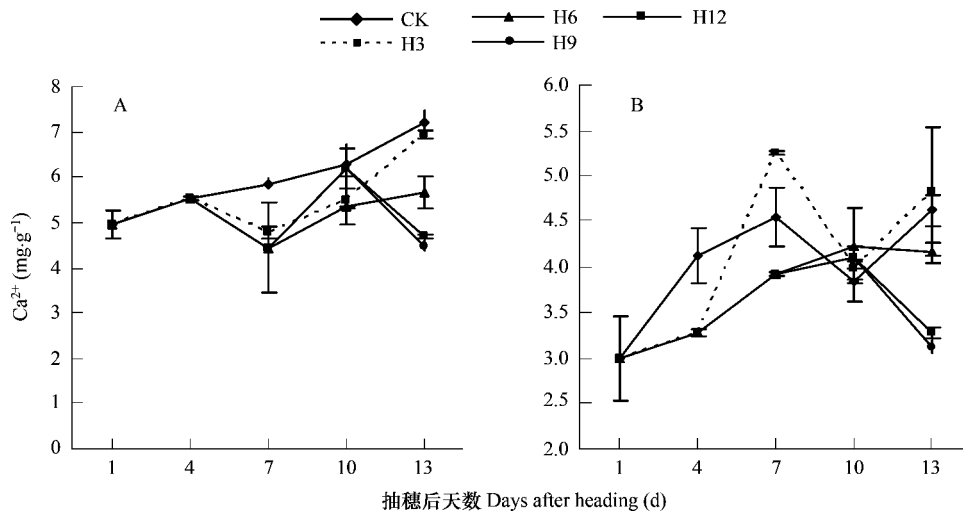


图5 抽穗期不同程度水分胁迫对叶片(A)和根部(B)钙离子含量的影响

Fig. 5 Change of Ca^{2+} content in leaf(A) and root(B) of rice after water stress at heading stage

于对照。H3 处理、H6 处理和 H9 处理到抽穗后第 13 天时分别比对照降低 11.31%、14.23% 和 33.21%。根部变化情况与叶片有所不同, H3 处理在控水结束后镁离子含量与对照没有显著差异, 复水后先升高后降低, 到抽穗后 13d 时比对照降低 10.25%; H6 处理和 H9 处理在控水结束后分别比对照升高 19.50% 和 25.12%, 复水后均逐渐降低, 到抽穗后 13d 时均显著低于对照, 分别比对照降低 19.16% 和 24.80%; H12 处理在控水结束后钙离子含量比对照降低 26.73%。

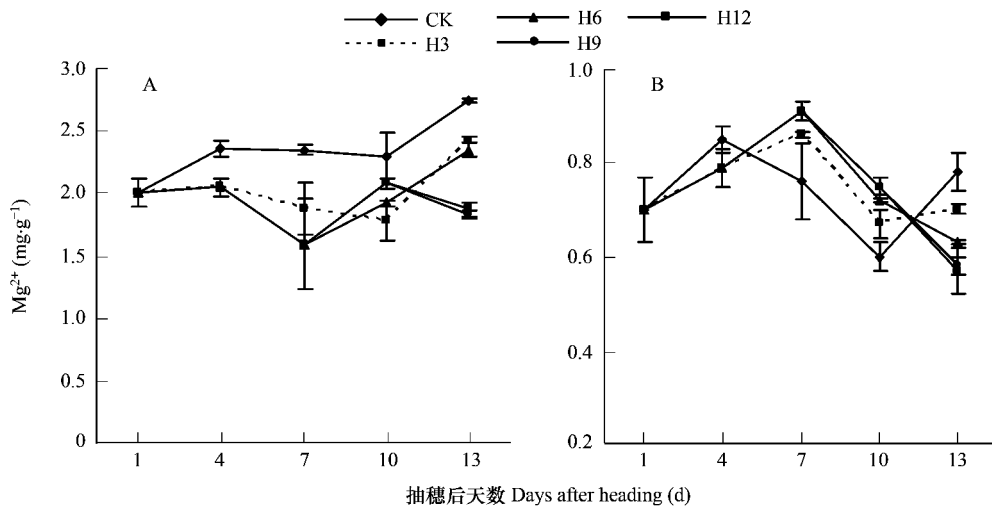


图6 抽穗期不同程度水分胁迫对叶片(A)和根部(B)镁离子含量的影响

Fig. 6 Change of Mg^{2+} content in leaf(A) and root(B) of rice after water stress at heading stage

2.4 抽穗期不同程度干旱处理对于物质积累的影响

水稻抽穗期不同程度干旱胁迫对于物质积累的影响, 见表 2。H3 处理和 H6 处理在控水后穗部干重均明显下降, 在复水后也始终低于对照, 到抽穗后 13d 时分别比对照低 10.25% 和 21.43%, 但都对茎叶和根部干重没有显著影响。而 H9 处理和 H12 处理则植株各部位干物质积累显著降低, H9 处理在控水后穗部、茎叶和根部干重分别比对照降低了 20.18%、33.01% 和 35.33%, 而复水后除根部干重可恢复到对照水平, 穗部和茎叶干重在抽穗后 13d 时分别比对照低 26.10% 和 19.01%。H12 处理在控水后穗部、茎叶和根部干重分别比

对照降低 45.37%、39.60% 和 43.66%。

表 2 抽穗期不同程度水分胁迫后水稻干物质积累(g)的变化情况

Table 2 Effects of water stress at heading stage on dry matter accumulation of rice with pot experiment

处理 Treatment		抽穗后天数 Days after heading(d)				
		1	4	7	10	13
根系 Root	CK	3.99 ± 0.43	3.70 ± 0.18a	4.11 ± 0.09a	4.67 ± 0.12b	5.13 ± 0.41a
	H3		3.61 ± 0.51a	4.06 ± 0.21a	5.03 ± 0.23a	5.15 ± 0.33a
	H6			3.71 ± 0.12b	4.48 ± 0.06b	5.21 ± 0.44a
	H9				3.02 ± 0.08c	4.91 ± 0.13a
	H12					2.89 ± 0.10b
茎叶 Stem and leaf	CK	17.69 ± 1.26	18.84 ± 1.08a	19.91 ± 2.06a	21.09 ± 0.72a	21.95 ± 3.01a
	H3		18.25 ± 0.62a	19.62 ± 3.16a	22.12 ± 3.63a	21.27 ± 0.88a
	H6			19.06 ± 1.22a	20.79 ± 2.82a	22.11 ± 2.73a
	H9				14.13 ± 1.07b	17.78 ± 0.43b
穗部 Panicle	H12					13.26 ± 1.10c
	CK	2.35 ± 0.05	2.48 ± 0.11a	3.64 ± 0.09a	4.51 ± 0.12a	7.20 ± 0.37a
	H3		2.25 ± 0.10b	3.38 ± 0.12b	4.21 ± 0.08b	6.47 ± 0.27b
	H6			3.10 ± 0.12c	3.95 ± 0.06c	5.66 ± 0.24c
	H9				3.60 ± 0.13d	5.19 ± 0.13d
	H12					3.76 ± 0.09e

2.5 抽穗期不同程度干旱处理对盆栽产量及产量构成因素的影响

从表 3 可以看出,短期干旱处理(H3)对水稻产量没有明显影响,而其他 3 种控水处理均使水稻产量显著降低,H6 处理、H9 处理、H12 处理的理论产量分别比对照降低 12.09%、48.55%、58.30%,可见控水时间越长,对水稻产量的影响越大。H3 处理对水稻产量各构成因子均没有显著影响,H6 处理产量下降的主要原因是每穗粒数的降低,H9 处理可使有效穗数、每穗粒数、结实率和千粒重均显著降低,分别比对照降低 11.50%、17.43%、15.64% 和 16.59%,H12 处理同样是上述 4 种产量构成因子均显著降低,分别比对照降低 16.09%、21.59%、17.81% 和 22.93%。可见,抽穗期短期水分胁迫对水稻产量的影响不大,但随水分胁迫时间延长,对产量的影响就越大,抽穗期超过 3d 水分胁迫均显著降低水稻产量。不同控水处理均能显著增加水稻叶片的水分利用效率,与对照相比,控水处理 3,6,9,12d 的增加幅度分别为 11.6%, 17.0%, 25.3% 和 39.0%,干旱越严重,水分利用效率越高。

表 3 抽穗期不同程度水分胁迫对水稻盆栽产量及产量构成因子的影响

Table 3 Effects of water stress at heading stage on yield and yield components with pot experiment

处理 Treatment	有效穗数 Effective panicles	每穗粒数 Grains per panicle	结实率 Filled grains(%)	千粒重 1000-grain Weight (g)	产量 Yield(g)	水分利用效率 Water use efficiency
CK	8.7 ± 0.2 a	161.2 ± 7.3 a	83.1 ± 3.1 a	20.5 ± 1.0 a	23.89 ± 1.5 a	2.77 ± 0.13c
H3	9.1 ± 0.3 a	159.8 ± 5.4 a	80.8 ± 2.5 a	20.3 ± 1.4 a	23.85 ± 0.8 a	3.09 ± 0.36b
H6	9.0 ± 0.5 a	142.5 ± 3.9 b	79.9 ± 1.8 a	20.5 ± 0.8 a	21.00 ± 1.1 b	3.24 ± 0.18ab
H9	7.7 ± 0.1 b	133.1 ± 4.6 c	70.1 ± 4.5 b	17.1 ± 0.8 b	12.29 ± 1.0 c	3.47 ± 0.32a
H12	7.3 ± 0.2 b	126.4 ± 7.5 c	68.3 ± 3.7 b	15.8 ± 1.1 c	9.96 ± 0.5 d	3.85 ± 0.22a

3 讨论

3.1 渗透调节物质的来源、变化规律及与抗旱性的关系

植物在遭受水分胁迫后会通过积累一些可溶性物质来进行渗透调节,这是其适应水分胁迫的重要生理机制。这些渗透调节物质包括可溶性糖、游离氨基酸、脯氨酸、K⁺、甜菜碱等,而且抗旱性越强,积累量越

大^[16-18],但严重干旱时则可能会下降^[19,20]。本研究结果表明,除严重干旱胁迫(控水 12 d)导致叶片和根系可溶性糖含量分别下降 19.44% 和 57.69% 外,抽穗期不同程度的水分胁迫后水稻根系和叶片的有机渗透调节物质(可溶性糖、游离氨基酸、脯氨酸)含量均大幅度上升,同时上升幅度与土壤干旱程度呈正相关。同时研究结果还发现,短期水分胁迫(控水 3d 和 6d)在复水后有机渗透调节物质含量能恢复到对照水平,而长期水分胁迫(控水 9d 和 12d)则复水后仍长时间高于对照,说明渗透调节只能在一定程度的干旱胁迫条件下才能起作用。但由于过多积累渗透调节物质,能量代谢成本增加,对产量将产生不利影响。因此水稻抽穗期遭受短期干旱胁迫后能有效地通过渗透调节来维持体内的生理平衡。杨建昌等^[21]研究认为长时间的土壤干旱或水分胁迫,脯氨酸的积累会有不同程度的下降,建议把低土壤水分条件下脯氨酸积累较早,持续时间长这一生理特性作为抗旱性的标志。而另一研究表明,不同小麦品种在干旱胁迫下脯氨酸积累存在差异,可作为评价抗旱的指标^[22]。朱维勤等^[23]建议将干旱胁迫条件下不同水稻品种叶片积累的可溶性有机渗透调节物质作为抗旱品种综合筛选时的参考指标。研究表明干旱胁迫下有机渗透调节物质的积累可以作为作物耐旱的生理指标。

对于无机离子在渗透调节中的地位,不同学者有不同观点。Flowers^[24]认为无机离子对中生植物渗透调节作用较小。对小麦的研究表明,随着水分胁迫的加重,叶片中无机离子(K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+})呈现增加的趋势,不同品种和不同生育期之间差异不显著^[25]。Patakas 等^[20]在研究葡萄植株的渗透调节中发现无机离子比可溶性有机物质所占的比例更大,作用更明显。由于产生有机渗透调节物质的代谢成本较高,它消耗了大量的植物生长所需的碳从而间接在地影响了植物生长,因此有效的途径是吸收和释放出无机离子,通过积累无机离子进行渗透调节^[26]。这种途径的能量成本大大低于在细胞中合成有机分子^[27,28]。然而,本研究表明,无机渗透调节物质的变化规律则大多表现出轻微下降或变化不明显的现象,这与前人研究有所不同。相关文献也表明干旱胁迫后有机渗透调节物质含量上升的幅度要大于无机离子^[25,29]。渗透调节物质积累的差异,可能与植物的种类、生育期、所处环境、胁迫强度、胁迫时间等多种因素有关,不能一概而论。但总的来说,渗透调节物质对提高植物抗逆能力有重要作用^[30]。

对渗透胁迫后根系和叶片的渗透调节物质积累的差异研究较少。Ogawa 等^[31]研究表明,渗透胁迫发生时根比叶片反应快速,特别是根的新生区,早期是 K^+ 和几种氨基酸的调节。本研究结果表明,这些渗透调节物质的变化规律在水稻根系与叶片表现一致,表明了根系与叶片在适应干旱逆境方面的协调统一性。尽管根系的渗透调节物质的绝对含量低于叶片,表明叶片的渗透调节能力大于根系,这与有关文献类似^[25,32]。但干旱胁迫后根系的渗透调节物质含量上升幅度远大于叶片,反映了根系的反应更为敏感。

3.2 渗透调节与作物产量的关系

渗透调节(OA)是抗旱性的重要组成部分^[33]。在干旱逆境条件下,植物体内积累的可溶性有机物质(脯氨酸和甜菜碱等)在渗透调节过程中起重要作用,利用基因工程手段培育一些具有高渗透调节能力的作物品种取得一些进展^[14,34,35]。尽管如此,对于渗透调节与作物产量之间的关系,不同文献存在矛盾的结论。有的认为渗透调节能力的增加有利于作物产量的提高,有的则结论相反。Jongdee 等^[36]研究表明,在干旱胁迫条件下保持高的叶片水势和较强的渗透调节能力是抗旱的机制之一,但渗透调节与水稻产量之间没有明显关系。而有的研究则认为水稻的耐旱和渗透调节潜力与产量之间有明显相关关系^[37]。Serraj and Sinclair^[38]在《Plant, Cell and Environment》刊物发表评述认为,前人大量研究结果表明渗透调节对产量无效果或是负面效果,少数认为渗透调节有助于提高产量。认为有效果的基本都是环境条件差异很大,严重干旱胁迫时得出结论的,而此时作物产量很低,生存才是最重要的,因此对于农业生产是没有意义的。因此关于渗透调节与产量的关系仍不完全清楚。

3.3 抽穗期干旱胁迫对水稻产量的影响

抽穗期是水稻对土壤水分最为敏感的生育时期,干旱会导致根系生理活性、光合作用、干物质积累和生长速率降低,产量和品质受到不同程度影响^[2,10,39]。本研究结果表明,水稻作物对抽穗期不同程度水分胁迫的

反应存在明显差异,对产量及穗粒结构的影响也不一样。短期干旱胁迫(控水 3 d)对产量没有明显影响,复水后补偿能力较强。随着干旱程度的加深,干物质积累和产量下降的幅度逐渐加大,而对产量结构最先影响的是每穗粒数,控水 6d 只有每穗粒数受到影响(表 3),然后是结实率、千粒重和每穗粒数。不同程度干旱均能增加水稻叶片的水分利用效率,干旱越严重,水分利用效率越高。Gloria 等^[32]研究表明,中等水分胁迫能增加植株的水分利用效率,加速叶片中糖和淀粉的降解,但增加了这些物质在叶鞘的积累。因此抽穗期仍能经受轻度的干旱胁迫,维持生长发育和保证产量的稳定。

References:

- [1] Boonjung H, Fukai S. Effects of soil water deficit at different growth stages on rice growth and yield under upland conditions. 1. Growth during drought. *Field Crop Research*, 1996, 48: 37—45.
- [2] Wang C A, Wang B L, Zhang W X. Effects of water stress of soil on rice yield and quality. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(1): 131—137.
- [3] Kato Y, Kamoshita A, Yamagishi J, *et al.* Growth of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars under upland conditions with different levels of water supply. *Plant Production Science*, 2007, 10(1): 3—13
- [4] Wang Z Q, Yang J C, Zhu Q S. Effect of soil moisture on photosynthetic rate and matter translocation in rice plants. *Chinese J. Rice Sci.*, 1996, 10(4): 235—240.
- [5] Cai Y P, Yang Q G, Huang Y D. Effect of rice cultivated under paddy and up land condition on photosynthesis and senescence of flag leaf and activity of root system after heading. *Chinese J. R ice Sci.*, 2000, 14 (4): 219—224.
- [6] Hu J C, Jiang D, Cao W X, *et al.* Effect of short term drought on leaf water potential, photosynthesis and dry mater partitioning in paddy rice. *Chin J Appl Ecol*, 2004, 15(1): 63—67.
- [7] Chen H S, Tao L X, Wang X, *et al.* Effect of different irrigation modes during grain filling of rice on translocation and allocation of carbohydrate in rice. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(4): 678—683.
- [8] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, *et al.* Activities of starch hydrolytic enzymes and sucrose-phosphate synthase in the stems of rice subjected to water stress during grain filling. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52: 2169—2179.
- [9] Kumar R, Sarawgi A K, Ramos C, Amarante S T, Ismail A M, Wade L J. Partitioning of dry matter during drought stress in rainfed lowland rice. *Field Crops Research*, 2006, 98: 1—11
- [10] Cai Y X, Zhu Q S, Wang Z Q, *et al.* Effects of soil moisture on rice quality during grain filling period. *Acta Agron Sin*, 2002, 28 (5): 601—608.
- [11] Shao X W, Zhang R Z, Qi C Y, *et al.* Effects of water stress on growth and yield of rice in jointing and booting stage. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2004, 26 (3): 237—241.
- [12] Wang W, Cai Y X, Cai K Z, *et al.* Regulation of soil water deficits on stem stored carbohydrate remobilization to grains of rice. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(5): 819—828.
- [13] Morgan J M. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann Rev Plant Physiol.*, 1984, 35: 299—319.
- [14] Hare P D, Cress W A, Staden J V. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant, Cell and Environment*, 1998, 21(6): 535—553.
- [15] Zhang X Z. *Research methods of Crop Physiology*. Beijing: Agricultural Press, 1992, 117—205.
- [16] Martino C, Delfine S, Pizzuto R, *et al.* Free amino acids and glycine betaine in leaf osmoregulation of spinach responding to increasing salt stress. *New Phytologist*, 2003, 158(3): 455—463.
- [17] Chaves M M, Oliveira M M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 55(407): 2365—2384.
- [18] Ashraf M, Iram A. Drought stress induced changes in some organic substances in nodules and other plant parts of two potential legumes differing in salt tolerance. *FLORA*, 2005, 200 (6): 535—546.
- [19] Pinheiro C, Chaves M M, Ricardo C P. Alterations in carbon and nitrogen metabolism induced by water deficit in the stems and leaves of *Lupinus albus* L. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52: 1063—1070.
- [20] Patakas A, Nikolaou N, Zioziou E, *et al.* The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant Science*, 2002, 163: 361—367
- [21] Yang J C, Zhu Q S, Wang Z Q. Effects of soil moisture on the yield and physiological characteristics in rice. *Acta Agronomica Sinica*, 1995, 21 (1): 110—114.
- [22] Shao H B, Chen X Y, Chu L Y, *et al.* Investigation on the relationship of proline with wheat anti-drought under soil water deficits. *Colloids and*

Surfaces B: Biointerfaces, 2006, 53(1):113—119

- [23] Zhu W Q, Wu L H, Tao Q N. Studies on soluble organic osmoticum in the leaves of different rice varieties in response to drought stress. Chinese Journal of Soil Science, 2003, 34(1):25—28
- [24] Flowers T J. Ion relations of plants under drought and salinity. Australia Journal of Plant Physiology, 1986, 13:75—91.
- [25] Li C X, Wang W, Li D Q. Effects of long-term water stress on osmotic adjustment and osmolytes in wheat roots and leaves, Acta Bot. Boreal. - Occident. Sin., 2001, 21(5):924—930.
- [26] Greenway H, Munns R. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. Ann. Rev. Plant Physiol., 1980, 31:149—190.
- [27] Yeo A R. Salinity resistance: physiologies and prices. Physiol. Plant, 1983, 58:214—222.
- [28] Hu Y, Schmidhalter U. Spatial distributions of inorganic ions and sugars contributing to osmotic adjustment in the elongating wheat leaf under saline conditions. Aust. J. Plant Physiol., 1998, 25:591—597.
- [29] Wang W, Zhang F, Li D Q. The effects of exogenous ABA on osmotic adjustment in maize roots under osmotic stress. Acta Agronomica Sinica, 2002, 28(1):121—126.
- [30] Wang J, Li D Q. The accumulation of plant osmoticum and activated oxygen metabolism under stress. Chinese Bulletin of Botany, 2001, 18(4):459—465.
- [31] Ogawa A, Yamauchi A. Root osmotic adjustment under osmotic stress in maize seedlings. 2. Mode of accumulation of several solutes for osmotic adjustment in the root. Plant Production Science, 2006, 9(1):39—46.
- [32] Gloria S C, Osamu I, Arcelia A A. Physiological evaluation of responses of rice (*Oryza sativa* L.) to water deficit. Plant Science, 2002, 163:815—827.
- [33] Chandva B R, Pathan M, Blum A, *et al.* Comparison of measurement methods of osmotic adjustment in rice cultivars. Crop Science, 1999, 39:150—158
- [34] Nguyen H T, Babu R C, Blum A, Breeding for drought resistance in rice: physiology and molecular genetics considerations. Crop Science, 1997, 37(5):1426—1434
- [35] Yoshida Y, Kiyosue T, Nakashima K, *et al.* Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. Plant Cell Physiol, 1997, 38(10):1095—1102
- [36] Jongdee B, Fukai S, Cooper M. Leaf water potential and osmotic adjustment as physiological traits to improve drought tolerance in rice. Field Crop Research, 2002, 76:153—163.
- [37] Lilley J M, Ludlow M M. Expression of osmotic adjustment and dehydration tolerance in diverse rice lines. Field Crops Research, 1996, 48:185—197
- [38] Serraj R, Sinclair T R. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions. Plant, Cell and Environment, 2002, 25:333—341
- [39] Tao L X, Wang X, Huang X L. Effects of soil moisture content on physiological activity of rice root system during filling stage. Scientia Agricultura Sinica, 2004, 37(11):1616—1620.

参考文献:

- [2] 王成瑗, 王伯伦, 张文香, 等. 土壤水分胁迫对水稻产量和品质的影响. 作物学报, 2006, 32(1):131—137.
- [4] 王志琴, 杨建昌, 朱庆森, 土壤水分对水稻光合速率与物质运转的影响. 中国水稻科学, 1996, 10(4):235—240.
- [5] 蔡永萍, 杨其光, 黄义德. 水稻水作与旱作对抽穗后剑叶光合特性、衰老及根系活性的影响. 中国水稻科学, 2000, 14(4):219—224.
- [6] 胡继超, 姜东, 曹卫星, 等. 短期干旱对水稻叶水势、光合作用及干物质分配的影响. 应用生态学报, 2004, 15(1):63—67.
- [7] 陈海生, 陶龙兴, 王熹, 等. 灌水方式对水稻灌浆期光合物质运转与分配的影响. 中国农业科学, 2005, 38(4):678—683
- [10] 蔡一霞, 朱庆森, 王志琴, 等. 结实期土壤水分对稻米品质的影响. 作物学报, 28(5):601—608.
- [11] 邵玺文, 张瑞珍, 齐春艳, 等. 拔节孕穗期水分胁迫对水稻生长发育及产量的影响. 吉林农业大学学报, 2004, 26(3):237—241.
- [12] 王维, 蔡一霞, 蔡昆争, 等. 土壤水分亏缺对水稻茎秆贮藏碳水化合物向籽粒运转的调节. 植物生态学报, 2005, 29(5):819—828.
- [15] 张宪政. 作物生理研究法. 北京: 农业出版社, 1992. 117—205.
- [21] 杨建昌, 朱庆森, 王志琴. 土壤水分对水稻产量与生理特性的影响. 作物学报, 1995, 21(1):110—114.
- [23] 朱维琴, 吴良欢, 陶勤南, 等. 干旱逆境下不同品种水稻叶片有机渗透调节物质变化研究. 土壤通报, 2003, 34(1):25—28.
- [25] 李春香, 王玮, 李德全. 长期水分胁迫对小麦生育中后期根叶渗透调节能力、渗透调节物质的影响. 西北植物学报, 2001, 21(5):924—930.
- [29] 王玮, 张枫, 李德全. 外源 ABA 对渗透胁迫下玉米幼苗根系渗透调节的影响. 作物学报, 2002, 28, 1:121—126.
- [30] 王娟, 李德全. 逆境条件下植物体内渗透调节物质的积累与活性氧代谢. 植物学通报, 2001, 18(4):459—465.
- [39] 陶龙兴, 王熹, 黄效林, 等. 水稻灌浆期间土壤含水量对根系生理活性的影响. 中国农业科学, 2004, 37(11):1616—1620.