

拔节孕穗期水分胁迫对水稻生理特性的影响^{*}

郭相平, 张烈君, 王 琴, 王为木, 郝树荣

(河海大学现代农业工程系, 江苏 南京 210098)

摘 要: 采用盆栽试验研究了水稻拔节孕穗期水分胁迫复水后的光合特性和生理活性。结果表明, 胁迫后复水叶片净光合速率日变化为双峰曲线, 有明显的光合午休, 对照则为单峰曲线。轻度 5d 胁迫处理的叶片在复水后其净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(C_s) 均高于对照; 轻度 10d 和重度 5d 处理在午前较低而在午后高于对照, 但重度 10d 处理则低于对照。轻度胁迫处理复水后叶片叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素(CAR) 含量和叶绿素(a+b) 总量均可超过对照, 表现出超补偿效应, 而重度水分胁迫处理则低于对照。复水短期内胁迫处理丙二醛(MDA) 浓度均低于对照, 后期则高于对照。长历时水分胁迫降低了水稻的产量和干物质累积量, 而短历时胁迫处理与对照接近。

关键词: 水稻; 水分胁迫; 复水; 光合日变化; 叶绿素

中图分类号: S 511.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2006)02-0125-05

光合作用是植物生长发育所需能量和干物质积累的必经阶段, 高光合速率是水稻高产品种高产的直接原因, 通过改善光合性能来提高水稻的产量是可能的^[1]。叶片光合速率日变化是一日中光合作用持续的能力, 研究其变化特征对分析作物光合生产力和产量形成有一定的理论和实践意义。叶绿素含量是衡量叶片衰老和光合功能的一个重要参数。植物器官衰老或在逆境下遭受伤害, 往往发生膜脂过氧化作用, 丙二醛(MDA) 是膜脂过氧化的最终分解产物, 其含量可以反映植物遭受逆境伤害或衰老的程度。

有研究表明, 旱作物前期干旱锻炼可明显提高叶片光合速率, 叶绿素含量也为前期干旱锻炼所促进^[2]。目前为止有关对作物水分胁迫期间的的光合和生理特性的研究成果较多, 而对胁迫复水后作物叶片的光合速率、叶绿素浓度和丙二醛浓度的研究成果相对较少, 某些结论还有矛盾之处^[3~5]。本文研究了旱后复水对水稻叶片的光合日变化、叶绿素浓度和丙二醛浓度的影响规律, 可为旱后复水对作物光合和生理的积极效应——补偿效应和超补偿效应应用于农作物增产提供理论依据。

1 试验材料与方法

1.1 供试材料与试验设计

试验于 2004 年 5~10 月在河海大学试验场进

行, 供试品种为 K 优 818。试验土壤取自临近稻田耕作层, 土壤类型为粘壤土, 田间持水量为 30.5% (重量含水量)。经晒干、打碎、过筛后, 均匀施肥, 施肥量每千克干土折合纯 N 0.15g、P₂O₅ 0.10g、K₂O 0.15g。

试验采用盆栽, 塑料盆底部直径 18cm, 上部直径 24cm, 盆深 25.5cm, 每盆装干土 7.5kg。

5 月 20 日育种, 种子露白后播于砂中, 出苗后采用 Hoagland 营养液培养。6 月 6 日三叶一心时选择大小基本一致的稻苗移栽, 每盆移栽 5 株, 分蘖初期每盆留长势相近的 3 株。每个处理重复 4 次。

1.2 试验设计

于水稻拔节孕穗初期开始水分胁迫, 共设 5 个处理: CK, 保持 10~20mm 水层; L₁L₂ 轻度水分胁迫 5d、10d, 土壤含水率控制在田间持水量的 70%~80%; S₁S₂ 重度水分胁迫 5d、10d, 土壤含水率控制在田间持水量的 60%~70%。

8 月 13 日开始胁迫, L₁S₁ 和 L₂S₂ 分别于 8 月 18 日和 8 月 23 日复水。胁迫期间采用称重法控制土壤水分, 水分胁迫结束后复水至对照。除水分外, 其它农艺措施相同。

1.3 测试项目与方法

(1) 土壤含水量: 采用称重法每日上午 8 时测定, 电子天平感量为 1g。

(2) 净光合速率(P_n)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)、蒸腾

* 收稿日期: 2005-07-11

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(50309003)

作者简介: 郭相平(1968-), 山东成武人, 博士后, 副教授, 主要从事节水灌溉原理研究。

速率(T_r)、气孔导度(C_s):采用 Li-6400 便携式光合作用测定仪测定(在 8 月 31 日测得)。测试叶片为倒二叶,重复 3 次,取平均值。

(3) 叶绿素、丙二醛:测试叶片为倒二叶。每盆 3 株中各取 1 片(部分)混合测定,测 3 盆,取平均值。采用双组分分光光度计法,所用分光光度计型号为 WFZ 800D B,测试方法参照^[9]。

(4) 产量:水稻成熟后每个处理取 3 盆考种测产。

2 结果与分析

2.1 复水后 P_n 、 T_r 、 C_i 和 C_s 的日变化规律

拔节孕穗期水分胁迫不仅影响本阶段光合性能,而且对后继阶段仍具有影响。复水后,各胁迫处理叶片的 P_n 日变化呈现明显的双峰曲线,即出现了“光合午休”现象,而对照(充分灌溉)叶片的 P_n 日变化呈现单峰曲线如图 1 所示。

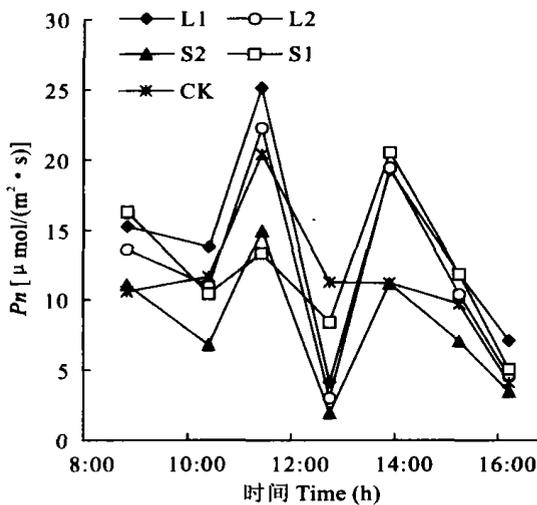


图 1 净光合速率光合作用日变化

Fig. 1 Diurnal variation of net photosynthetic rate

复水后各胁迫处理间 P_n 变化具有较好的同步性。在上午 11:30 和下午 14:00 点各出现一次峰值,前者较大,两峰之间的低谷出现在 12:50 左右,与邹君等^[7]的结果类似。但在光合午休前和午休后, L1 处理叶片的 P_n 高于对照,其在两个峰值点的差异达到显著水平($P < 0.05$),出现超补偿效应; S1、L2 在光合午休前 P_n 低于对照而在光合午休后较高,而 S2 则一直较低。这表明拔节初期短历时或轻度胁迫后,光合作用可以恢复,并出现补偿或超越补偿效应,且在午后补偿效应较为明显;而长历时重度胁迫则抑制叶片的光合性能。

蒸腾速率的变化与光合类似。复水后,轻度胁迫

处理除在光合午休时间外,大部分时间叶片的 T_r 接近或高于对照,且短历时胁迫高于长历时胁迫; S1 在光合午休前 T_r 较低,之后则高于对照,而 S2 仍较低,如图 2 所示。至于 L1 处理 T_r 远高于 CK 和其他水分处理,从本试验分析,其直接原因可能是因为胁迫复水后叶片的气孔扩散阻力减少所致,如图 3 所示。这与山仑等^[3]的玉米试验结果有所不同,其差异可能与作物品种不同有关,其机理有待于进一步研究。

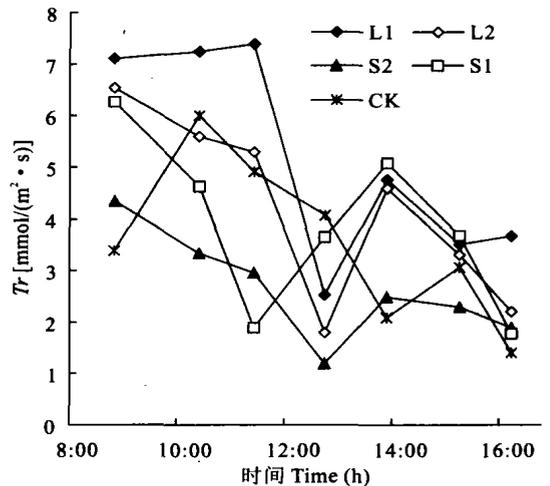


图 2 蒸腾速率日变化

Fig. 2 Diurnal variation of transpiration rate

除 S2 外,其他处理叶片的气孔导度(C_s)均在光合午休前低于对照而在午休后与对照接近,与 P_n 变化具有较好的一致性。这说明,胁迫对气孔导度的影响具有较长的后效性,且在光合午休前表现为抑制效应,尤其是长历时重度胁迫,抑制效果更为明显。在恢复充分供水后,气孔因素仍是影响叶片光合作用的重要因素。

复水后所有处理 C_i 日变化呈明显的“W”型曲线,即在一天中出现两个低谷(图 4)。所有处理 C_i 日变化具有较好的一致性,两个低谷分别出现在 11:30 和 14:00,前者较小。两低谷之间的峰值出现在 12:45 左右。重度胁迫处理 C_i 总体低于对照,而轻度胁迫与对照差异较小。

2.2 拔节孕穗期复水后对叶绿素和丙二醛的影响

2.2.1 水分胁迫复水后对叶片中叶绿素含量的影响 短历时胁迫在复水 8d 后,其叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和 CAR 含量(鲜重)仍然低于对照,且降低程度与胁迫程度正相关,表明胁迫抑制了叶绿素的合成或加速了其分解。复水 14d,轻度胁迫叶片叶绿素 a 含量和(a+b)均高于对照,与郭仕贤等的试验结果类似^[9]。

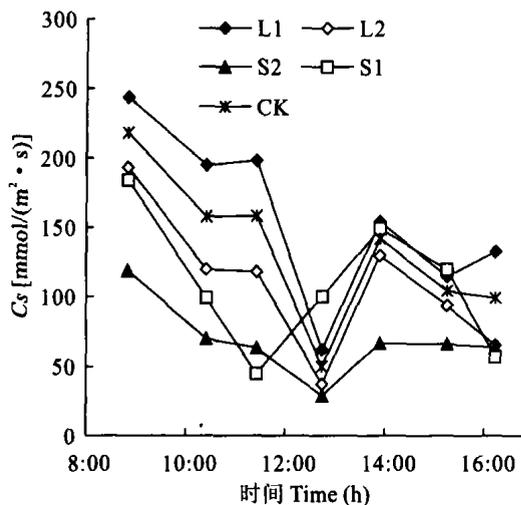


图 3 气孔导度日变化

Fig. 3 Diurnal variation of stomatal conductance

长历时胁迫复水后叶绿素浓度变化与短历时有所差异。L 2 复水 5d 后叶绿素 a、b、CAR 含量和 (a + b) 总量均超过对照(表 3), 超出补偿效应, 而 S 2 则低于对照。但 L 2 在复水 10d 后, 叶绿素含量低于对照。

L 2 叶绿素浓度在复水后出现先高后低的趋势, 其原因可能是, 叶片延伸生长对水分胁迫敏感, 长历时胁迫严重抑制了叶片的延伸生长。但由于叶片内部的保护性效应, 叶绿素的合成虽然受到影响(同时

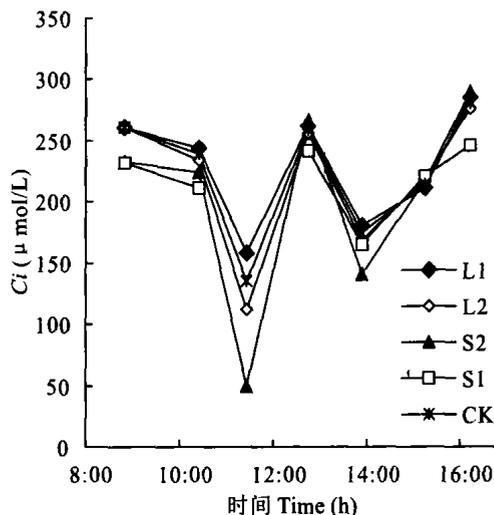


图 4 胞间 CO₂ 浓度日变化

Fig. 4 Diurnal variation of intercellular CO₂ concentration

还可能伴随分解的加速), 但程度有限, 叶绿素的绝对量并未严重降低。复水后, 胁迫处理的生长速度并未很快恢复, 加之叶片的含水率较低, 从而产生了类似“浓缩”的现象, 使得叶绿素浓度增加。至于 L 1 何以出现先低后高的变化趋势, 可能是适宜的胁迫能够促进叶绿素合成所致^[2], 其原因有待于进一步研究。重度水分胁迫叶绿素浓度的降低, 主要是叶绿素合成受到破坏或分解加速所致。

表 1 拔节孕穗期胁迫 5d 复水后叶绿素含量

Table 1 Chlorophyll content in jointing booting stage

of rice after rewating under the treatment of 5d stress (mg/g)

日期 Date (M d)	处理 Treatment	a	b	a+b	CAR	备注 Note
08-26	L 1	1.97	0.49	2.46	0.46	复水 8d Rewatering 8d
	S 1	1.91	0.45	2.36	0.45	复水 8d Rewatering 8d
	CK	2.05	0.51	2.56	0.48	-
09-01	L 1	2.46	0.59	3.05	0.57	复水 14d Rewatering 14d
	S 1	2.25	0.55	2.80	0.54	复水 14d Rewatering 14d
	CK	2.37	0.55	2.92	0.54	-

2.2.2 水分胁迫复水后对叶片中丙二醛(MDA)含量的影响 丙二醛为细胞膜质过氧化指标, 它既是过氧化产物, 又可强烈地与细胞内各种成分发生反应, 使各种酶和膜系统受严重损伤, 其含量高低表明了叶片细胞膜脂的过氧化程度。复水后各胁迫处理叶片 MDA 含量在短期内均低于对照, 但胁迫处理之间无显著差异(表 3、4)。随着复水时间的延长, 除 L 2 处理外, 其他胁迫处理叶片 MDA 含量超过对照, 但差异未达到显著水平($P > 0.05$)。似乎表明水分胁迫加速了水稻叶片的衰老。

2.3 拔节孕穗期水分胁迫对产量的影响

短历时水分胁迫干物质累积和产量接近, 其差异未达到显著水平; 而长历时胁迫均显著降低干物质累积量和产量($P < 0.05$), 与光合速率的变化基本相符, 如表 5 所示。这与一般认为拔节期胁迫造成大幅减产的结论有所不同, 同时说明该阶段应当避免长历时胁迫。

产生上述现象的原因可能是, 本试验中分蘖期间没有进行晒田处理(包括对照), 拔节初期的水分胁迫部分起到了晒田的作用所致。但长历时胁迫抑制了生长, 使产量和干物质累积降低。

表 2 拔节孕穗期胁迫 10d 复水后叶绿素含量
Table 2 Chlorophyll content in jointing booting stage
of rice after rewatering under the treatment of 10d stress (mg/g)

日期 Date(M d)	处理 Treatment	a	b	a+b	CAR	备注 Note
08- 28	L 2	2.49	0.60	3.09	0.60	复水 5d Rewatering 5d
	S 2	1.92	0.46	2.38	0.45	复水 5d Rewatering 5d
	CK	2.16	0.53	2.69	0.53	—
09- 02	L 2	2.09	0.46	2.55	0.50	复水 10d Rewatering 10d
	S 2	2.04	0.45	2.49	0.51	复水 10d Rewatering 10d
	CK	2.37	0.55	2.92	0.54	—

表 3 拔节孕穗期胁迫 5d 复水后丙二醛(MDA)含量

Table 3 MDA content in jointing booting stage after rewatering under the treatment of 5d stress (μmol/g)

日期 Date(M d)	L 1	S 1	CK	备注 Note
08- 26	4.75	4.24	5.35	复水 8d Rewatering 8d
09- 01	13.73	13.61	12.85	复水 14d Rewatering 14d

表 4 拔节孕穗期胁迫 10d 复水后丙二醛(MDA)含量

Table 4 MDA content in jointing booting stage after rewatering under the treatment of 10d stress (μmol/g)

日期 Date(M d)	L 2	S 2	CK	备注 Note
08- 28	8.09	8.77	10.74	复水 5d Rewatering 5d
09- 02	13.54	10.04	12.85	复水 10d Rewatering 14d

表 5 不同水分胁迫处理的水稻
产量和干物质累积 (g/盆)

Table 5 Yield and accumulation of dry matter of rice under stress (g/pot)

处理 Treatment	籽粒重 Grain yield	干物质重 Weight of dry matter
L 1	36.51	96.26
L 2	31.19	80.03
S 1	39.32	99.58
S 2	30.28	78.49
CK	37.60	105.48

3 结论与讨论

1) 水分胁迫能够改变叶片的光合、蒸腾和气孔导度的日变化规律。

胁迫处理水稻的光合、蒸腾速率的日变化呈现明显的双峰曲线,出现光合午休现象,与对照有所不同。除重度长历时外,其它胁迫处理在光合午休后出现峰值,且高于对照,出现超越补偿效应。

从 P_n 、 T_r 和 C_s 的关系来看,胁迫处理叶片气孔对光照和温度的反应不同是导致 P_n 、 T_r 在光合午休后较高的主要原因。早晨随温度和光强的不断增加,气孔开始关闭, C_s 逐渐降低,这是叶片为防止失

水过多所采取的保护性措施,而前期的水分胁迫使得这一趋势加强。午后气温开始降低,胁迫处理叶片的 C_s 提高,导致 P_n 、 T_r 的增加。因此,复水后光合、蒸腾的补偿效应不仅与复水时期有关,而且受制于一日内温度和光照的变化。

2) 水分胁迫对叶绿素浓度的影响具有二重性。

一般认为,水分胁迫加速叶片衰老,抑制叶绿素合成,并加速其分解,使叶绿素浓度降低。也有学者认为,一定胁迫程度下,叶绿素“浓缩”现象可能导致其浓度的升高^[8]。本试验中,重度胁迫下叶绿素浓度的降低主要是叶绿素合成受阻、分解加速所致,而轻度胁迫处理复水后出现补偿效应可能与“浓缩”效应有关,其结论有待于进一步探讨。

3) 拔节期短历时胁迫并未对产量造成严重影响。长历时轻、重胁迫均严重降低产量,主要是干物质累积减少所致。表明拔节初期水稻仍然具有较强的补偿生长能力。若在复水后采取其他措施促进其生长,仍可获得较高产量。

参考文献:

- [1] 齐藤邦行,下田博之,石原邦.水稻多收性品种的干物生产特性的解析[J].日本作物学会纪事,1992,64(1):62-73
- [2] 郭贤仕.谷子旱后补偿效应研究[J].应用生态学报,1999,10(5):563-566
- [3] 苏贤仕,山仓.拔节期复水对玉米苗期受旱胁迫的补偿效应[J].植物生理学通,1995,31(5):341-344
- [4] 赵天宏,沈秀瑛,杨德光,等.水分胁迫及复水对玉米叶片叶绿素含量和光合作用的影响[J].杂粮作物,2003,23(1):33-35
- [5] 胡文海,喻景权.低温弱光对番茄叶片光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J].园艺学报,2001,28(1):41-46
- [6] 邹琦.植物生理学实验指导[M].北京:中国农业出版社,2000:163-165
- [7] 邹君,谢小立,王凯荣.不同水分灌溉下水稻光合特征分析[J].中国生态农业学报,2003,11(1):17-19
- [8] 姚磊,杨阿明.不同水分胁迫对番茄生长的影响[J].华北农学报,1997,12(3):102-106

Effects of water stress on photosynthetic and physiological characteristics of rice in jointing-booting stage

GUO Xiang ping, ZHANG Lie jun, WANG Qin, WANG Wei mu, HAO Shu rong

(*Department of Modern Agricultural Engineering, Nanjing 210098, China*)

Abstract: The pot experiment was conducted to study the effects of water stress on photosynthetic and physiological characteristics of rice in early jointing booting stage. It was found that the diurnal variation of net photosynthetic rate showed double peak curve in the treatment of water stress followed by rewatering, while it was single peak curve in CK. Under the treatment of 5 days mild stress, net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r) and stomatal conductance (C_s) of the second leaf from the top were higher than those of CK; under the treatment of 10 days mild stress or 5 days severe stress, the values of these parameters were lower before midday depression of photosynthesis (MDP) but higher after MDP than those of CK; but under 10 days severe stress, they were always lower than those of CK. Under the treatment of mild stress, the contents of total chlorophyll ($a+b$), chlorophyll a, chlorophyll b and carotenoid were all higher than those of CK, indicating that there was an over compensation effect; but under the treatment of severe stress, they were lower than those of CK. In the early stage of rewatering after stress, the content of malondialdehyde (MDA) was less than that of CK, but in the later stage it was larger than that of CK, suggesting that rewatering accelerated the senescence of rice leaves. The yield and accumulation of dry matter were close to those of CK under 5 days stress, but were lower than those of CK under 10 days stress.

Key words: rice; water stress; rewatering; diurnal variation of photosynthesis; chlorophyll

(上接第 113 页)

A study on calculation method of diurnal evapotranspiration of summer corn

KANG Yan xia, CAI Huan jie, WANG Jian, DING Duan feng

(*Key Laboratory of Agriculture Soil and Water Engineering in Arid and Semi arid Areas of Ministry of Education, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China*)

Abstract: Based on the experimental data from cornfields, this paper compared the daily change of evapotranspiration calculated by Bowen ratio energy balance and that calculated by lysimeter. The results showed that the evapotranspiration calculated by Bowen ratio was highly related to solar radiation, but that calculated by lysimeter was not evidently related to solar radiation. The diurnal variation curve of evapotranspiration showed the single apex type, it was high in midday, low in the morning and evening, and minus in the night. The results of lysimeter were sensitively affected by its own factors. It was ideal to use the average value of the two methods. The calculated value of Bowen ratio was more accurate than the measured value of lysimeter in describing the evapotranspiration rule of crops in short period.

Key words: Bowen ratio energy balance; lysimeter; evapotranspiration; diurnal course