

文章编号:1672-3317(2017)01-0047-05

分蘖期旱涝交替胁迫对水稻叶片性状的影响

陆红飞^{1,2}, 郭相平², 王振昌², 甄博^{1,2}, 刘春成¹, 杨静晗²

(1. 中国农业科学院 农田灌溉研究所, 河南 新乡 453002; 2. 河海大学 水利水电学院, 南京 210098)

摘要:采用盆栽试验,设置2个旱涝交替胁迫处理(旱-涝-旱连续胁迫,其中涝为保持水深10 cm;轻旱(T-LD)和重旱(T-HD)),并以常规灌溉(CK)为对照,研究了分蘖期旱涝交替胁迫对水稻叶片含水率、叶面积、叶倾角和不同叶位叶片形状的影响。结果表明,水稻分蘖期受旱后叶片含水率降低,且胁迫程度越大叶片含水率越低;分蘖期旱涝交替胁迫抑制水稻叶片的叶面积增加,在后期复水后叶面积仍处于较低水平(T-LD、T-HD处理仅为CK的42.43%、53.90%),但黄熟期T-HD处理叶片比叶质量比CK低1.01%。旱涝交替胁迫下水稻上层叶倾角表现出大于CK的趋势,在抽穗开花期,水稻剑叶和倒二叶生长迅速。

关键词:旱涝交替; 水稻; 叶面积; 叶倾角

中图分类号: S274.1

文献标志码: A

doi:10.13522/j.cnki.ggps.2017.01.008

陆红飞,郭相平,王振昌,等. 分蘖期旱涝交替胁迫对水稻叶片性状的影响[J]. 灌溉排水学报,2017,36(1):47-51.

0 引言

干旱胁迫会导致水稻结实率下降,增加减产风险^[1-2];而营养生长阶段涝胁迫也不利于水稻生长和高产^[3-4]。一定程度的旱涝交替胁迫^[5]能增加雨水利用率,减少灌排次数,在水稻无显著减产的前提下,显著减少灌排水量和次数,但旱-涝胁迫程度组合不当,则出现减产^[6]。据报道,旱胁迫虽易导致叶片总数减少,但却能促进复水后叶面积的增加^[7-8]。叶片形态与冠层分布密不可分,影响着水稻对光能的利用。光合有效辐射透过率(T_r)、光合有效辐射直接透过率(D_r)和消光系数(K)的大小及变化都与叶片形态有密切相关^[9]。叶片越长越宽有利于水稻受光面积增加,但会造成干物质分配不均衡。叶倾角(叶面法线与垂直方向的夹角)越大,叶片越直立^[10]。叶片形态中叶倾角的大小及其在冠层中的分布与冠层中光分布关系最为密切。增加叶倾角有助于减少叶片间的相互遮阴,而冠层中下部叶片的叶倾角越小则越有利于接受更多的来自于上层的透射光,减少漏光损失,有利于提高光能利用率^[10]。光能利用率与作物产量密切正相关,提高光能利用率包括截获更多的光能和提高光能转化效率,适当减少群体上层光截获比重,增加中下层光截获量,可提高作物的光能转化效率和产量^[11]。冠层结构受栽插密度和施氮量的调控,并随生育时期而变化。

随着对水稻“旱涝交替胁迫”的相关研究不断深入,从茎^[12]、根^[13]解剖结构等微观角度解释了水稻对干旱和涝渍的适应能力,而对旱涝交替胁迫下水稻叶片的叶面积、叶倾角等研究不多。为此,通过盆栽试验,研究旱涝交替胁迫对水稻叶片含水率、叶面积、叶倾角和不同叶位叶片形状的影响,为反映水稻生长形态、干物质积累状况提供一定依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

水稻供试品种为当地常用高产品种“南粳44”。试验于2013年5—10月在河海大学南方地区高效灌排与农业水土环境教育部重点实验室玻璃温室内进行。试验区位于长江下游,属于亚热带湿润气候,冬冷夏

收稿日期:2015-10-13

基金项目:国家自然科学基金项目(51070942,51309080);中央高校基本科研业务费(26120132013B06014);“十二五”公益性行业(农业)科研专项经费资助项目(201203077,201203032);中央级科研院所基本科研业务费专项(中国农业科学院农田灌溉研究所)资助项目(1610262016028)

作者简介:陆红飞(1989-),江苏淮安人。硕士,研究实习员,主要从事节水灌溉理论与技术研究。E-mail: gofeigo@sina.com

通信作者:郭相平(1968-),教授,主要从事农业水土工程研究。E-mail: xpguo@hhu.edu.cn

热,四季分明,年平均降雨量 1 021.3 mm,年平均蒸发量 900.0 mm,年平均气温 15.7℃,最高月平均气温 28.1℃,年无霜期 237 d,年平均日照时间 2 212.8 h。试验土壤取自水稻试验区,土壤类型为黏壤土,田间持水率为 31.4%(质量含水率)。经风干、打碎、过筛后,均匀施肥,尿素(CO(NH₂)₂)、硫酸钾(K₂SO₄)、磷酸二氢钾(KH₂PO₄)、有机肥施量分别为 1.63、0.65、1.90、12.50 g/盆。试验用塑料盆底部直径 18 cm,上部直径 24 cm,盆深 25.50 cm,每盆装干土 7.50 kg,装盆体积质量为 1.29 g/cm³,风干土含水率为 10.84%。

1.2 试验设计

试验于 2013 年 5 月 8 日育秧,6 月 21 日选择 3 叶 1 心大小基本一致的秧苗移栽,每盆种植 3 穴,每穴移栽 2 株,每个处理种植 20 盆,另有 20 盆作预备。

水分胁迫前各处理均采用常规灌溉(浅水勤灌)。水稻分蘖期早胁迫于 2013 年 7 月 21 日开始,胁迫历时 5 d;7 月 26 日由旱胁迫转入涝胁迫,胁迫历时 5 d;8 月 7 日再次转入旱胁迫,8 月 12 日分蘖期胁迫结束转入常规灌溉。旱胁迫期间采用称质量法控制土壤水分,07:00(取样时例外)和 18:00 各称量 1 次旱胁迫结束后立即转入涝胁迫。将 6 盆水稻统一放入对应水位的水箱中,通过保持一定的水位实现涝胁迫。通常将田间持水率(FC)的 60%作为重度旱胁迫的水分下限^[13-14];水稻分蘖期最大耐淹水深为 6~10 cm,允许淹水历时 2~3 d^[15],兹以 10 cm 作为轻度淹涝水深。水分控制参照文献[13]进行设置,具体试验方案见表 1。除水分胁迫外,其他农技措施相同。

表 1 水稻盆栽试验设计方案

处理	胁迫情况	生育阶段	水分管理
CK	无	全生育期	浅水勤灌(5 cm 水深)
T-LD	轻旱+轻涝+轻旱	分蘖期	70%FC~80%FC+10 cm 水深+70%FC~80%FC
T-HD	重旱+轻涝+重旱	分蘖期	60%FC~70%FC+10 cm 水深+60%FC~70%FC

1.3 测试指标及方法

水分胁迫前后,采用烘干法测定倒二叶(从上至下第 2 片完全展开叶)叶片含水率,复水后每 10 d 左右测定 1 次,于当天 08:00 左右取样,取样结束后灌水。

在返青期、分蘖期胁迫结束、拔节期胁迫结束、胁迫结束复水 42 d 时,截取水稻新鲜叶片,为防止叶片卷曲,将叶片裁剪成小段(10 cm 左右)放置在水中,按序放至在平面上(确保叶片平整、不卷曲、不重叠),采用 ScanMaker4800i 扫描仪(上海中晶科技有限公司,中国)1:1 扫描,所得图片分辨率为 795×1100(21.03 cm×29.37 cm),并用 Photoshop CS3(Adobe Systems Incorporated, USA)测得叶片总像素点并换算实际面积,计算公式为: $A_{\text{leaf}} = \sum_{i=1}^n \frac{B_i}{C} \times A_0$,式中: A_{leaf} 为叶面积(cm²); n 为每个重复总共扫描的图片数; B_i 为第 i 张图片上叶片总像素; C 为图片总像素,为 220 890; A_0 为图片实际面积,为 617.65 cm²;不同扫描仪、不同参数设定下 C 、 A_0 不尽相同。

叶倾角、叶片长宽(均测量主茎):在 9 月 23 和 10 月 23 日用数码相机拍摄叶片张角,运用软件 AutoCAD2009(Autodesk Inc.)量测主茎叶倾角,共测 3 次;在水稻乳熟期、黄熟期每 10 d 左右采用 50 cm 不锈钢尺量测剑叶、倒二叶和倒三叶主茎的叶片长宽,共测 3 次。

采用 EXCEL2007 进行数据统计,SPSS19.0 进行数据处理,采用 Duncan’s 新复极差法进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 旱涝交替胁迫条件下水稻叶片含水率的变化

水稻生长过程中叶片含水率会随着土壤水分状况的改变而变化,不同处理叶片含水率如表 2 所示。分析表 2 可知,分蘖期旱涝交替胁迫结束后(8 月 12 日),T-LD 处理和 T-HD 处理叶片含水率均低于 CK,其中 T-HD 处理叶片含水率比 CK 低 5.21%($p<0.05$)。复水后,8 月 17 日—9 月 6 日,各处理叶片含水率无差异。9 月 14 日,T-LD 处理叶片含水率显著低于 CK($p<0.05$),T-HD 处理叶片含水率比 CK 低 1.27%;9 月 26 日,T-LD 处理叶片含水率最低,各处理间无显著差异;10 月 6 日,T-LD、T-HD 处理叶片含水率均低于 CK;至 10 月 16 日,T-LD、T-HD 处理叶片含水率分别比 CK 高 1.71%、1.30%;10 月 27 日,T-HD 处理叶片含水率最高,与其他处理差异显著($p<0.05$),T-LD 处理显著低于 T-HD 处理($p<0.05$)。可见,分蘖期旱涝交替胁迫对复水后水稻叶片含水率有一定的影响。

表2 不同处理水稻叶片含水率

%

处理	测定日期									
	8月12日	8月17日	8月25日	8月30日	9月6日	9月14日	9月26日	10月6日	10月16日	10月27日
CK	69.94 a	67.48 a	66.34 a	67.37 a	72.54 a	67.95 a	64.30 a	70.93 a	68.93 a	67.53 b
T-LD	66.60 ab	62.76 a	67.68 a	65.26 a	70.30 a	64.45 b	64.53 a	69.58 a	70.64 a	67.09 b
T-HD	64.73 b	61.72 a	65.00 a	65.71 a	70.45 a	66.68 a	63.32 a	67.86 a	70.23 a	69.37 a

注 同列不同小写字母表示处理间差异显著($p<0.05$);下同。

2.2 旱涝交替胁迫条件下水稻叶面积和比叶质量的变化

在分蘖期、拔节期胁迫结束和黄熟期测量3次水稻叶片叶面积(仅统计绿色叶片的总面积),结果见表3。

表3 旱涝交替胁迫条件下水稻叶面积和比叶质量

处理	8月12日		9月7日		10月20日	
	叶面积/cm ²	比叶质量/(mg·cm ⁻²)	叶面积/cm ²	比叶质量/(mg·cm ⁻²)	叶面积/cm ²	比叶质量/(mg·cm ⁻²)
CK	3640.94±197.70 a	4.12±0.09 a	6516.89±1111.56 a	3.72±0.15 a	2538.04±122.87 a	3.94±0.04 a
T-LD	1154.14±105.37 b	4.73±0.33 a	2765.19±346.56 b	3.93±0.15 a	1263.50±240.41 b	3.98±0.11 a
T-HD	1258.09±130.26 b	4.24±0.08 a	3512.39±169.10 b	3.81±0.24 a	1270.84±211.94 b	3.90±0.13 a

由表3可知,分蘖期旱涝交替胁迫结束时(8月12日),T-LD、T-HD处理叶面积显著低于CK($p<0.05$),其中CK达到了T-LD处理的3.15倍;而T-LD和T-HD处理比叶质量分别比CK高14.67%和2.82%。说明分蘖期水分胁迫能显著抑制水稻叶片的生长,可能不利于水稻的光合作用,但却能提高叶片的比叶质量。

分蘖期胁迫结束复水后,T-LD和T-HD处理在拔节期(9月7日)叶面积比前期有所增长,但仍显著低于CK($p<0.05$),且T-HD处理叶面积是T-LD处理的1.27倍;此时T-LD处理比叶质量最大,T-HD处理次之,CK与T-LD和T-HD处理之间比叶质量差距缩小。在黄熟期(10月20日),T-LD和T-HD处理叶面积显著低于CK($p<0.05$),而各处理比叶质量无显著差异。

2.3 旱涝交替胁迫对水稻生育后期叶倾角的影响

不同时期不同叶位水稻叶倾角(4组数据平均值)分布见图1。由图1并结合显著性分析结果可知,在灌浆乳熟期(9月23日),各水分处理间均无显著差异,CK不同叶位叶倾角由上至下表现出明显的降低趋势;然而黄熟期(10月22日)水分处理不同叶位的叶倾角变化均表现出从下至上逐渐变大的趋势,并且不同叶位的叶倾角差异显著($p<0.01$),其中剑叶的叶倾角最大(71.05°—80.29°),倒3叶的叶倾角最小(62.86°—72.70°),这表明从下而上,水稻叶片表现得越挺直。黄熟期T-LD和T-HD处理剑叶叶倾角均较灌浆乳熟期有明显增幅,有利于生育后期充分利用光能。

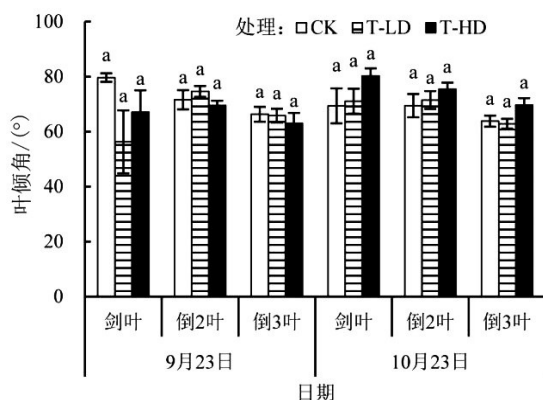


图1 不同叶位水稻叶倾角分布

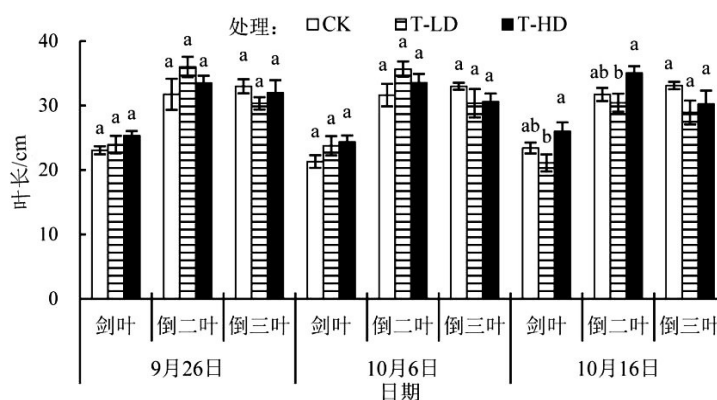


图2 水稻不同水分胁迫处理生育后期叶片长度

2.4 旱涝交替胁迫对水稻生育后期叶片形状的影响

1)水稻生育后期叶长的变化。由图2可知,9月26日,T-LD和T-HD处理剑叶和倒二叶长度略高于CK,而倒三叶则低于CK,且倒二叶比其他叶位长;T-LD处理剑叶比T-HD处理短,倒二叶比T-HD处理长,但差异不显著。10月6日,各处理叶片与前期相似。10月16日,T-HD处理剑叶最长,与T-LD处理($p<0.05$)差异显著,但比CK稍短;倒二叶分布情况与剑叶类似;此时T-LD和T-HD处理倒三叶比CK短,但差异不显著;另外,分蘖期处理仍然是倒二叶最长,且T-HD处理比T-LD处理长。

2) 水稻生育后期叶宽的变化。由图3可知,叶片宽度整体趋势为随叶位降低逐渐变小。9月26日,T-LD和T-HD处理剑叶宽度显著大于CK($p < 0.05$),倒二叶稍大于CK,而倒三叶小于CK。10月6日,分蘖期处理各叶位宽度与前期相似。10月16日,CK叶宽增长明显,超过了T-LD处理,其余变化与前期相似。

3 讨论

水稻在分蘖期经历旱胁迫时,叶片中水分降低,且胁迫程度越大叶片含水率越低,这与水稻花期的相关研究结果^[16]相似。胁迫结束后,因前期处理不同叶片含水率变化也存在较大差异。分蘖期重旱T-HD处理(重旱-轻涝交替)叶片含水率在水稻生育末期处于较高水平(69.37%),而T-LD处理(轻旱-轻涝交替)叶片含水率不太稳定,处于动态变化中,可能是由于人为误差引起的。叶片含水率与叶片光合作用息息相关,二者之间的关系有待进一步探讨。

研究发现,水分胁迫对水稻叶面积的扩展生长存在抑制效应,抑制程度与胁迫程度、胁迫历时正相关,且胁迫后复水对叶面积有补偿效应^[17];在土壤表面温度较低的非淹水条件下,水稻叶面积降低,其增长率主要受较低的分生组织温度影响^[18]。该试验中,与前期相比,T-LD和T-HD处理叶面积先升高后降低,比叶质量先降低后升高。而在穗分化始期和抽穗期覆膜旱作水稻比叶质量较水作的高,但成熟期比水作的低^[19]。说明水分胁迫对水稻比叶质量的调节作用在不同时期不尽相同。分蘖期旱涝交替胁迫提高了水稻光合同化物和氮素营养向生殖器官的转移速率和分配比例,减少了茎、叶内光合同化物的冗余^[20],这些与水稻叶面积、比叶质量等的变化息息相关。

试验中,不同程度的旱涝交替胁迫处理均能影响水稻植株的叶倾角分布,并且T-LD和T-HD处理上层叶倾角表现出大于CK的趋势。从移栽到孕穗期,水稻叶倾角逐渐增大,并且不同品种水稻叶倾角变化不同^[21]。通过对土壤水分的合理调控,控制灌溉模式的水稻株型合理,散射辐射透射系数较大,直射辐射透射系数从上层至下层逐渐减小,消光系数从上层至下层逐渐增大,有利于光的向下透射和光的截获^[22]。试验结果与上述结论相吻合,这表明分蘖期旱涝交替胁迫有利于增大上层叶片的叶倾角,利于下层叶片接受更多的投射光,提高光能利用率。然而,水稻的产量不仅与冠层叶片倾角有关,冠层不同高度的叶面积指数(LAI)以及叶片的叶绿素等其他指标也影响着水稻的光能转化以及最终的水稻产量,因此研究叶倾角变化对产量的影响需结合叶片生理生化指标以及叶面积、单位叶面积的干质量等指标共同讨论。

分析叶片长宽可知,T-LD和T-HD处理在抽穗开花期剑叶和倒二叶生长迅速,倒三叶则表现出萎缩的趋势,表明分蘖期旱涝交替胁迫有利于水稻上层叶片接受更多的光能;到乳熟期,叶片生长放缓,重旱处理剑叶和倒二叶仍有较大优势。水稻叶片长宽的具体变化细节及其原因有待细致跟踪研究,也有可能是人为因素引起(每次测量均随机选取6个试样进行测量)。

4 结论

水稻分蘖期受旱胁迫后叶片含水率降低,可能会影响叶片的光合作用。分蘖期旱涝交替胁迫显著降低了叶面积,却增大了叶片比叶质量;并且促使上层叶片的叶倾角增大,有利于下层叶片接受更多的透射光,提高光能利用率,亦有利于剑叶和倒二叶伸长变宽。

旱涝交替胁迫导致水稻叶片含水率、叶面积的降低和叶片生长的萎缩;但复水后叶面积、叶片生长有明显补偿效应,而且叶倾角也发生积极变化,促进水稻对光能的利用。

参考文献:

- [1] SHUKLA N, AWASTHI R P, RAWAT L, et al. Biochemical and Physiological Responses of Rice (*Oryza Sativa* L.) As Influenced By Trichoderma Harzianum Under Drought Stress[J]. Plant Physiology & Biochemistry, 2012, 54:78 - 88.
- [2] RANG Z W, JAGADISH S V K, ZHOU Q M, et al. Effect of high temperature and water stress on pollen germination and spikelet fertility in rice[J]. Environmental & Experimental Botany, 2011, 70(1):58 - 65.

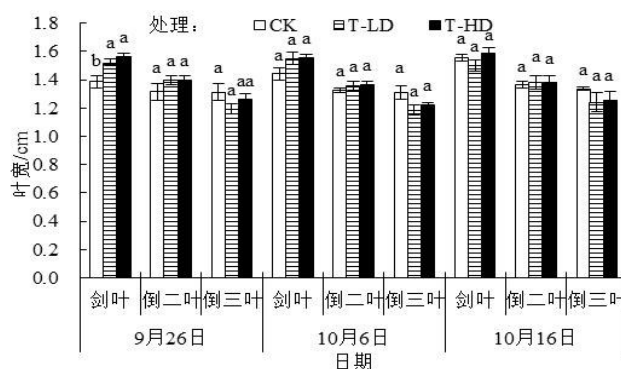


图3 水稻不同水分处理生育后期叶片宽度

- [3] KOTERA A, NAWATA E, THAO L V, et al. Effect of submergence on rice yield in the Red RiverDelta, Vietnam[J]. Japanese Journal of Tropical Agriculture: Japan, 2005, 49 (3): 197-206.
- [4] KOTERA Akihiko, NAWATA Eiji. Role of plant height in the submergence tolerance of rice: A simulation analysis using an empirical model [J]. Agricultural Water Management, 2007, 89(12):49-58.
- [5] LAMPAYAN R M, SAMOY-PASCUAL K C, SIBAYAN E B, et al. Effects of alternate wetting and drying (AWD) threshold level and plant seedling age on crop performance, water input, and water productivity of transplanted rice in Central Luzon, Philippines[J]. Paddy & Water Environment, 2015, 13(3): 215-227.
- [6] 郭相平, 甄博, 陆红飞. 水稻旱涝交替胁迫叠加效应研究进展[J]. 水利水电科技进展, 2013, 33(2): 83-86.
- [7] 郝树荣, 郭相平, 王文娟. 旱后复水对水稻生长的后效影响[J]. 农业机械学报, 2010, 41(7): 76-79.
- [8] 原晓明, 俞双恩, 谢俊英, 等. 农田水位调控对水稻茎蘖动态和株高的影响[J]. 灌溉排水学报, 2011, 30(3): 56-59.
- [9] 吕川根, 邹江石, 胡凝, 等. 水稻叶片形态对冠层特性和光合有效辐射传输的影响[J]. 江苏农业学报, 2008, 23(6): 501-508.
- [10] 张晓翠, 吕川根, 胡凝, 等. 不同株型水稻叶倾角群体分布的模拟[J]. 中国水稻科学, 2012, 26(2): 205-210.
- [11] 陈雨海, 余松烈, 于振文. 小麦生长后期群体光截获量及其分布与产量的关系[J]. 作物学报, 2003, 29(5): 730-734.
- [12] 郭相平, 甄博, 王振昌. 旱涝交替胁迫增强水稻抗倒伏性能[J]. 农业工程学报, 2013, 29(12): 130-135.
- [13] 甄博, 郭相平, 陆红飞. 旱涝交替胁迫对水稻分蘖期根解剖结构的影响[J]. 农业工程学报, 2015, 31(9): 107-113.
- [14] 郭相平, 袁静, 郭枫, 等. 旱涝快速转换对分蘖后期水稻生理特性的影响[J]. 河海大学学报(自然科学版), 2008, 36(4): 516-519.
- [15] 郭元裕. 农田水利学[M]. 北京: 中国水利水电出版社, 1995
- [16] 杨永杰, 张彩霞, 宋建, 等. 花期干旱胁迫对籼稻近等基因系水分和光合生理的影响[J]. 中国农业科学, 2013, 46(7): 1 481-1 491.
- [17] 郝树荣, 郭相平, 王为木, 等. 胁迫后复水对水稻叶面积的补偿效应[J]. 灌溉排水学报, 2005, 24(4): 19-21, 32.
- [18] STUERZ S, SOW A, MULLER B, et al. Leaf area development in response to meristem temperature and irrigation system in lowland rice[J]. Field Crops Research, 2014, 163(1): 74 - 80.
- [19] 黄义德, 张自立, 魏凤珍, 等. 水稻覆膜旱作的生态生理效应[J]. 应用生态学报, 1999, 10(3): 305-308.
- [20] 郭相平, 李小朴, 陆红飞, 等. 水稻分蘖期旱涝交替胁迫对干物质累积及氮素吸收的影响[J]. 灌溉排水学报, 2015, 34(2): 20-24.
- [21] ZHANG Xiaocui, LU Chuangen, HU Ning, et al. Simulation of Canopy Leaf Inclination Angle in Rice[J]. Rice Science, 2013 (6): 434-441.
- [22] 彭世彰, 刘凤丽. 节水灌溉的水稻冠层结构研究[J]. 节水灌溉, 2005(6): 1-3.

Effects of Alternative Stress of Drought and Waterlogging on Leaf Character

LU Hongfei^{1,2}, GUO Xiangping², WANG Zhenchang², ZHEN Bo^{1,2}, LIU Chuncheng¹, YANG Jinghan²

(1. Farmland Irrigation Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Xinxiang 453002, China;

2. College of Water Conservancy and Hydropower Engineering, Hohai University, Nanjing 210098, China)

Abstract: Pot experiments were performed to research the effects of alternative continuous stress of drought-waterlogging-drought at tillering stage (water depth of waterlogging at tillering stage was 10 cm) on rice leaf water content, leaf area, leaf angle, leaf shape at different leaf position and panicle lengths, and two treatments were set up (light drought (T-LD) and severe drought (T-HD)) using regular irrigation (CK) as the control. The results showed that rice leaf water content decreased under drought stress at tillering stage, and the more sever the stress, the lower the leaf water content; The leaf water content of T-HD treatment was at a high level in the late growth stage of rice, which was 69.37%. Alternative stress of drought and waterlogging at tillering stage had a significant influence on leaf area, and leaf area was still at a low level after rewatering (leaf area of T-LD, T-HD treatments were only 42.43%, 53.90% of CK, respectively), and *LMA* of T-HD treatment in the ripening period was 1.01% less than that of CK. Upper leaf angle of rice showed greater trend than CK under alternative stress of drought and waterlogging; in heading-flowering stage, the rice flag leaf and second leaf grew rapidly under water stress treatments of tillering stage.

Key words: stress of drought and waterlogging; rice; leaf area; leaf angle

责任编辑: 刘春成