

水稻产量和构件对持续干旱胁迫的补偿效应初探*

黎国喜, 唐湘如, 程艳波, 李之林, 蔡昆争, 黄育芳
(华南农业大学农学院, 广东 广州 510642)

摘 要: 有关干旱胁迫对水稻生长的影响, 过去的研究多集中于它的负面作用上, 认为水分胁迫必然导致水稻生长发育的障碍和产量降低。现从正面效应的角度探讨水稻对干旱胁迫的补偿性响应。研究结果表明: ①轻度水分胁迫不但不会导致水稻减产, 产量还比对照增加了3.6%。水稻地上和地下部生长对轻度胁迫也存在明显的补偿效应。轻度水分胁迫显著地促进了水稻茎鞘干物质的转运。虽然轻度胁迫抑制了水稻生育中期的根系生长, 但显著地延缓了生长后期水稻根系的衰老。②中度和重度水分胁迫严重地抑制了水稻地上部干物质积累和前、中期根系的生长发育。但在生长后期水稻根系也出现了一定的补偿性生长, 根质量、总根长和根系表面积的下降幅均显著低于对照。然而, 由于补偿作用低于水分胁迫带来的损失, 水稻产量均显著低于对照。

关键词: 水稻; 水分胁迫; 补偿效应; 根系特性; 干物质积累; 产量

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2008) 03-0094-06

水资源的短缺已成为我国经济发展面临的严重问题之一。水稻是我国耗水量最大的作物。据统计, 我国水稻种植面积只占全国粮食总面积的28%, 但水稻生产的耗水量却达到农业用水量的65%以上, 占全国总用水量的54%^[1]。因此, 减少水稻生产过程中的水分消耗, 是缓解我国水资源危机的重要途径。

传统的水稻栽培方式为淹水灌溉。这种建立在充分灌溉理论基础上的灌溉方式不但造成大量水分的棵间蒸发和深层渗透损失, 同时也诱导作物产生更大的蒸腾量, 导致水分的浪费^[2]。水稻起源于干湿交替的东南亚低洼沼泽地带, 因此在演化过程应该具备了水旱的双重适应性。对水稻生理需水的分析也发现, 水稻生产1 g干物质所需要的水分300~400 g, 而小麦为513 g, 玉米为368 g^[3]。可见, 水稻的生理需水量并不比旱作的禾谷类作物多。因此, 通过减少生态耗水来降低水稻生产的用水量在理论上是可行的。有鉴于此, 目前提出了“湿润灌溉”、“好气性灌溉”和“间歇灌溉”等水稻灌溉的新理论^[4-5], 也就是在水稻生长过程中仅保持土壤湿润, 除关键生育时期都不淹水灌溉。但这种灌溉方式仍然要求土壤的含水量接近田间最大持水量的100% (土壤湿润)。

补偿效应是指作物受到阈值内的胁迫压力后, 在构件和生理水平上产生的一种有利于作物生长发

育和产量形成的能力^[6-11]。补偿效应既包括胁迫解除后作物同一形态功能的恢复, 也包括在持续胁迫条件下作物各组织、器官的结构或功能途径之间的相互弥补^[12]。有研究发现, 作物对持续干旱胁迫具有补偿效应。比如, 小麦在轻度干旱胁迫期间, 根系的长度、根冠比提高, 株高、干物质积累的增加速度均高于充分灌溉的对照^[9, 12-13]。而适度干旱胁迫可以提高水稻根系的活力和叶片光合速率^[14-15]。那么, 如果水稻对干旱胁迫的补偿效应能够抵消胁迫带来的负面影响, 水稻就有可能在适度干旱的条件下种植而不降低产量, 从而大大减少水稻生产的耗水量。虽然, 目前也有关于水稻覆膜旱作的报道^[16-18], 但多为生产性的总结, 缺乏理论的研究。本研究将探讨不同程度的持续水分胁迫对水稻产量的补偿效应, 并在构件水平上探讨水稻产生产量补偿效应的机理, 以为水稻的适度干旱栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试水稻品种为粤香占, 种子由广东省农业科学院水稻研究所提供, 是目前生产上大面积推广的常规水稻品种。

1.2 试验方法

试验在华南农业大学农学院教学科研基地的玻

* 收稿日期: 2007-12-08

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30100107)

作者简介: 黎国喜 (1974年生), 男, 博士, 讲师; 通讯联系人: 蔡昆争; E-mail: kzcai@scau.edu.cn

璃温室中进行。土壤取自基地的水稻田, 前茬作物为早稻。土壤的理化性状如下: pH 值 5.96, 有机质质量分数 2.33%, 全氮 $132.20 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 有效态钾 $175.60 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 有效态磷 $123.40 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。将土壤晒干、敲碎、过筛后装入塑料盆(直径 30 cm, 高 35 cm), 每盆装干土 10 kg。

试验设 4 个土壤水分处理: ① CK (保持水层 1~2 cm); ② 轻度水分胁迫 (田间最大持水量的 80%); ③ 中度水分胁迫 (田间最大持水量的 60%); ④ 重度水分胁迫 (田间最大持水量的 40%)。每个处理 9 个重复, 总共 36 盆。采用张力计法进行土壤水分控制。在水稻移栽前, 先向土壤中加水至各处理要求的含水量, 用真空表式负压计 (中国科学院南京土壤研究所制造) 测量此时土壤的水势, 作为土壤水分的监测值。水稻移栽后, 将负压计插入桶中 (陶土头底部置于 10 cm 土层处)。每天 6:00-7:00, 11:00-12:00 和 17:00-18:00 观测负压计的读数, 当读数低于监测值时, 浇水至设计含水量。水稻于当年的 7 月 18 日移栽, 每盆插 3 蔸, 每蔸 3 苗。肥料施用量为尿素 $3 \text{ g} \cdot \text{pot}^{-1}$, 氯化钾 $3 \text{ g} \cdot \text{pot}^{-1}$, 过磷酸钙 $5 \text{ g} \cdot \text{pot}^{-1}$ 。其它管理措施采取常规办法。

1.3 测试项目

1.3.1 分蘖动态调查 于水稻返青至抽穗期, 每 5 d 调查一次水稻的茎蘖数。

1.3.2 水稻根系生物学参数及各器官干物质质量的测定, 分别在移栽期 (秧苗素质考察)、幼穗分化期、抽穗期、成熟期取样, 每次取 3 个重复。取样时将水稻带土倒出, 小心地将根系冲洗干净。将

水稻的根、茎、叶和穗 (抽穗期和成熟期) 分开。先用 STD1600 型根系扫描仪 (加拿大 Regent 公司生产) 对根系进行扫描, 测定总根长和根系表面积。然后将水稻的各器官置于 110°C 的烘箱内杀青 1 h, 最后在 80°C 下烘干至恒质量后称量。

1.3.3 考种与测产 每个处理取 3 盆水稻, 考查有效穗数、每穗粒数、结实率和千粒质量。将饱满谷粒在 80°C 下烘至恒质量后测产。

1.4 数据统计分析方法

采用 SPSS 10.0 统计分析软件对各处理的测定指标进行多重比较。并用该软件对水稻地上部和地下部的各测试参数进行相关分析。

2 结果与分析

2.1 不同程度的水分胁迫对水稻产量及产量构成因素的影响

从表 1 可以看到, 轻度水分胁迫 (80% 水分) 后, 水稻不但未出现减产, 产量还略高于对照 (增产 3.6%)。中度水分胁迫处理 (60% 水分) 的产量显著地低于对照 ($p < 0.05$), 平均减产 25.9%。重度胁迫处理 (40% 水分) 比对照减产高达 47.9% ($p < 0.05$)。从水稻产量构成因素来看, 轻度胁迫处理的产量各构成因素与对照相比均无显著的差异 ($p > 0.05$)。中度胁迫对水稻有效穗数和分蘖成穗率无显著的影响 ($p > 0.05$), 但显著地降低了水稻的每穗实粒数和结实率 ($p < 0.05$)。重度水分胁迫导致水稻产量构成因素的各项指标显著下降 ($p < 0.05$)。

表 1 水分胁迫对水稻产量及产量构成因素的影响

Tab. 1 Effects of water stress on the yield and the yield components of rice

处理	分蘖成穗率 (%)	有效穗数 (个/pot)	每穗实粒数 (粒)	结实率 (%)	千粒质量 (g)	实测产量 (g/pot)
CK	$87.2 \pm 8.0a$	$21 \pm 3.0a$	$65 \pm 2.5a$	$85.3 \pm 1.80a$	$19.2 \pm 0.53a$	$27.7 \pm 4.38a$
轻度胁迫	$89.0 \pm 3.7a$	$20 \pm 1.6a$	$63 \pm 2.1a$	$86.8 \pm 1.08a$	$19.5 \pm 0.71a$	$28.6 \pm 1.44a$
中度胁迫	$85.2 \pm 7.5ab$	$21 \pm 2.3a$	$54 \pm 3.2b$	$73.9 \pm 1.20b$	$18.8 \pm 0.63a$	$20.4 \pm 1.83b$
重度胁迫	$68.8 \pm 7.3b$	$14 \pm 2.0b$	$52 \pm 3.2b$	$69.7 \pm 4.61b$	$19.1 \pm 0.34a$	$14.3 \pm 5.06c$

注: 同列数据后不同字母表示差异达到显著水平 ($p < 0.05$), 以下相同

2.2 不同程度的水分胁迫对水稻地上部干物质积累及转运的影响

从表 2 可以看出, 水分胁迫对水稻不同时期地上部干物质积累有不同程度的影响, 其中水稻生长后期的干物质生产对水分胁迫最为敏感。水分胁迫处理后, 水稻生长后期干物质积累量平均比对照降低了 20.0%, 而前期和中期仅降低了 11.7% 和

10.2%。从不同胁迫程度来看 (表 2), 轻度水分胁迫对水稻的干物质积累无显著影响, 各生育时期的干物质积累量和总生物量与对照均无显著差异 ($p > 0.05$)。中度水分胁迫则主要降低了水稻生长前期和后期的干物质积累量 ($p < 0.05$), 而重度水分胁迫下水稻各时期的干物质生产量及总生物量均显著地低于对照 ($p < 0.05$)。

从水稻茎鞘干物质转运率及经济系数来看,轻度胁迫处理的水稻干物质转运率显著地高于对照 ($p < 0.05$),经济系数略高于对照,但差异未达到显著水平 ($p > 0.05$)。中度胁迫处理的水稻干物质转运率和经济系数与对照的差异亦未达到显著水平

($p > 0.05$),但重度水分胁迫导致水稻的干物质转运率和经济系数显著下降 ($p < 0.05$)。说明适度水分胁迫可以促进水稻干物质的转运,但土壤水分含量过低,将导致水稻干物质转运发生障碍。

表 2 水分胁迫对水稻干物质积累和转运的影响

Tab. 2 Effects of water stress on the dry matter accumulation and translocation of rice

处理	地上部干物质积累量 (g/pot)				表观转运率 ²⁾ (%)	经济系数 ³⁾
	前期 ¹⁾	中期	后期	总生物量		
CK	10.7 ± 0.64a	19.0 ± 1.62a	22.4 ± 3.00a	54.4 ± 5.08a	20.1 ± 2.8b	0.51 ± 0.05ab
轻度胁迫	9.6 ± 0.68ab	18.5 ± 1.18a	20.3 ± 3.51a	52.0 ± 3.65a	29.8 ± 3.9a	0.55 ± 0.03a
中度胁迫	8.6 ± 0.53bc	19.0 ± 1.51a	13.6 ± 3.12b	41.8 ± 2.35b	14.3 ± 4.1bc	0.49 ± 0.03bc
重度胁迫	7.7 ± 0.59c	14.8 ± 0.32b	12.1 ± 1.78b	35.9 ± 1.82b	7.6 ± 1.0c	0.43 ± 0.11c

1) 前期积累量 (增量) = 幼穗分化期调查期值 - 移栽期调查值; 中期积累量 (增量) = 抽穗期调查值 - 幼穗分化期调查期值; 后期积累量 (增量) = 成熟期调查值 - 抽穗期调查值。正值为增加, 负值为降低。以下相同。

2) 干物质表观转运率 (%) = (抽穗期茎鞘干质量 - 成熟期茎鞘干质量) × 100 / 抽穗期茎鞘干质量

3) 经济系数 = 稻谷产量 / 生物产量

2.3 不同程度水分胁迫对水稻根系生物学特性的影响

由图 1A 可知, 在水稻生长前期, 轻度水分胁迫对水稻根系的干物质积累无显著的影响 ($p > 0.05$)。而中度和重度胁迫显著地降低了水稻的根系干物质积累量 ($p < 0.05$)。在水稻生长中期, 根系干物质积累量随着土壤含水量的增加而增加, 3 种程度的水分胁迫都导致水稻根系干物质积累量的显著下降 ($p < 0.05$), 说明生育中期是水稻根系对水分胁迫最为敏感的时期。从生长后期来看, 所有处理的水稻根系干物质质量都出现下降, 而各水分胁迫处理的下降幅度均显著地低于淹水处理 (对照) ($p < 0.05$), 说明适度干旱胁迫反而有利

于延缓水稻生长后期根系的衰老。

由图 1B 可以看到, 水稻生育前期的轻度干旱胁迫不会显著抑制水稻总根长的增加 ($p > 0.05$), 而中度和重度胁迫处理都导致水稻总根长的增量的显著下降 ($p < 0.05$)。在生育中期, 任何水分胁迫处理都导致水稻总根长的增量显著下降 ($p < 0.05$), 这也进一步证实, 水稻生育中期是根系对水分胁迫的敏感期。在水稻生育后期, 所有处理的根长都出现下降, 但对照 (淹水) 的根长的减少幅度最大, 轻度干旱胁迫最小。这个结果也说明后期的适度干旱反而有利水稻“养根”。水稻根系表面积 (图 1C) 的变化规律与根长类似。

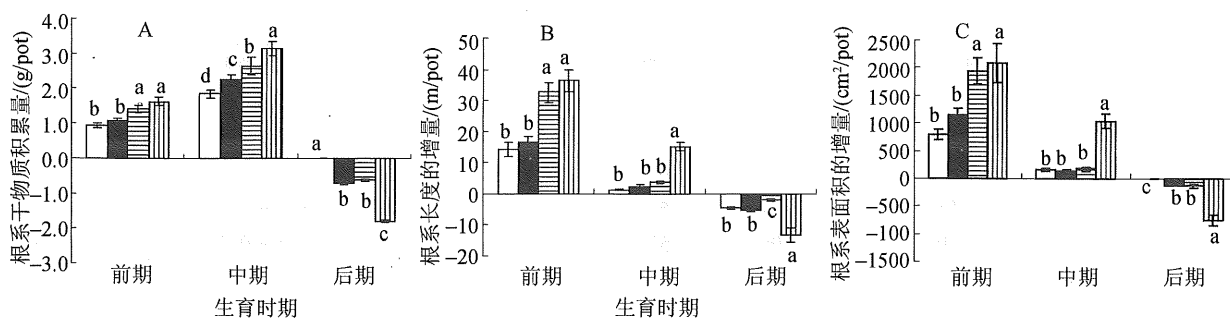


图 1 水分胁迫对水稻根系干物质积累 (A)、根长 (B) 和根系表面积 (C) 的影响

Fig. 1 Effects of water stress on the dry weight accumulation (A), length (B) and surface area (C) of rice roots

□ 重度胁迫 ■ 中度胁迫 ▨ 轻度胁迫 ▤ CK

2.4 水分胁迫后水稻地上和地下部性状的相关性

将水稻地下与地上部性状的参数进行相关分析的结果 (表 3) 表明, 水稻幼穗分化初期的根质

量、根长及根表面积与该时期的叶片质量均呈极显著的正相关 ($p < 0.05$), 与该时期的茎鞘质量的相关性也达到显著水平 ($p < 0.05$)。水稻抽穗期

的根系性状与地上部相关性均未达到显著水平 ($p > 0.05$)。值得注意的是, 水稻成熟期的根系总长度与水稻产量及经济系数均呈显著的正相关 ($p <$

0.05), 说明延缓水稻生长后期根系的衰老是水稻获得高产的重要条件。

表3 不同程度水分处理后水稻地下与地上部性状的相关性分析 ($n=4$)

Tab.3 Correlation of over-ground and under-ground organ of rice treated with water stress ($n=4$)

根系性状	幼穗分化期		抽穗期		成熟期			
	茎鞘质量	叶质量	茎鞘质量	叶质量	茎鞘质量	叶质量	产量	经济系数
根质量	0.9755 *	0.9959 *	0.8122	0.6183	0.9406	0.2860	0.7575	0.6331
根长	0.9825 *	0.9982 *	-0.7092	-0.8660	0.8940	0.1616	0.9599 *	0.9928 *
根表面积	0.9876 *	0.9966 *	-0.6489	-0.8270	0.9038	0.1801	0.7684	0.6541

* 表示相关性达到5%的显著水平, $R_{0.05} = 0.950$

3 讨论

对于供水与作物产量的动态关系存在两种观点, 传统的观点认为, 任何时期和过程的水分亏缺都将导致作物减产, 要获取作物高产必须保持整个生育期充足的供水量^[19]。而另一种观点认为, 一定的水分亏缺可能对作物增产和水分利用非常有利, 因为不超过可适应范围的水分胁迫会诱导作物产生补偿效应^[20]。近年来, 作物对于干旱胁迫的补偿效应逐渐被人们发现并由此推动了作物非充分灌溉理论的发展^[10,12]。但过去对于干旱胁迫补偿效应的研究主要集中在旱地作物上, 对水稻的研究较少^[10-12]。然而, 在水稻的生产实践中发现, 生育中期的适度晒田可以提高水稻的成穗率和产量^[3], 而整个生育期的覆膜旱作可以同时提高水稻的水分利用率和产量^[17-18]。以前很少有研究从补偿效应的角度来分析水稻在水分胁迫条件下增产的机理。

本研究结果表明, 在土壤含水量为田间最大持水量的80%的条件下, 水稻不但未出现减产, 产量还略高于淹水的对照, 说明水稻产量对轻度水分胁迫存在补偿效应。该研究结果也进一步证实, 在水稻生产过程中, 不但保持水层是不必要的, 甚至可以在一定程度的水分胁迫条件下维持生产。结合试验结果来分析, 轻度水分胁迫后水稻不减产的原因可能有如下两个: ① 水分胁迫后, 水稻通过改变同化物的分配方向, 促进同化物从营养器官向产量器官的转移补偿了干物质积累的不足。本研究表明, 轻度干旱胁迫后, 水稻的茎鞘干物质输出率显著增加。有研究甚至发现, 在干物质积累不足的情况下, 部分水稻品种在重度水分胁迫下仍然可以提高茎鞘干物质转运率^[14-15]。② 水稻通过延缓生长后期根系的衰老速度来补偿前、中期根系生长的不足, 从而保证了在产量形成关键时期(抽穗至成熟期)的水分和养分供应。本试验发现, 轻

度水分胁迫虽然抑制水稻生育中期的根系生长, 但后期的根重、根长和根表面积下降幅度均显著地低于对照。

作物对水分胁迫的补偿效应包括超补偿、等量补偿和不足补偿三种。当作物的补偿性生长大于胁迫对作物的抑制效应并使作物增产就是超补偿。如果等于抑制效应并使作物平产即为等量补偿, 否则为不足补偿^[6,11]。从本试验来看, 在中、重度水分胁迫下, 水稻的干物质生产和根系生长均受到了严重的抑制。虽然在水稻生长后期, 中、重度胁迫处理也能延缓水稻根系的衰老速度, 但由于补偿作用已经不足以弥补前、中期的生长损失, 从而导致水稻产量的下降。说明低于60%的田间最大持水量已经超过了水稻产生等量补偿效应的阈值, 导致水稻产生了不足补偿。但过去的研究也发现, 水稻不同生育阶段对水分的敏感度差异较大, 其中, 以生育中期(幼穗分化发育期)最为敏感, 其次为生育后期(灌浆结实期), 而水稻生长前期(分蘖期)对水分胁迫最不敏感^[21]。由此可以推测, 水稻不同生育时期对水分胁迫的补偿效应是不同的。因此, 若根据水稻不同生育时期对水分的需求特点, 交替使用中度和轻度胁迫, 就有可能在更低耗水量的条件下使水稻产生等量甚至超补偿效应。因此, 今后有必要对水稻不同生育时期对水分胁迫的补偿效应进行更深入的研究。另外, 水稻在干湿交替条件下的补偿效应如何, 也值得进一步的探讨。

参考文献:

- [1] 张启瞬, 沈振荣. 中国农业持续发展的水危机及其对策[J]. 作物杂志, 1997, (6): 23-25.
ZHANG Qishun, SHEN Zhenrong. Review on the countermeasure of Chinese water crisis in the sustainable development process of agriculture [J]. Journal of Crop Science Sinic, 1997, (6): 23-25.
- [2] 张玉屏, 朱德峰, 林贤青, 等. 不同灌溉方式对水稻需