

# 干湿交替灌溉对抗旱性不同水稻品种产量的影响及其生理原因分析

卞金龙<sup>1</sup> 蒋玉兰<sup>1</sup> 刘艳阳<sup>1</sup> 冯咏芳<sup>2</sup> 刘贺<sup>1</sup> 夏仕明<sup>1</sup> 刘立军<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup> 扬州大学 江苏省作物遗传生理重点实验室/农业部长江中下游作物生理生态与栽培重点开放实验室, 江苏 扬州 225009; <sup>2</sup> 江苏省东台市东台镇农业技术推广综合服务中心, 江苏 东台 224200; \* 通讯联系人, E-mail: ljliu@yzu.edu.cn)

## Effects of Alternate Wetting and Drying Irrigation on Grain Yield in Rice Cultivars with Different Drought Resistance and Its Physiological Mechanism

BIAN Jinlong<sup>1</sup>, JIANG Yulan<sup>1</sup>, LIU Yanyang<sup>1</sup>, FENG Yongfang<sup>2</sup>, LIU He<sup>1</sup>, XIA Shiming<sup>1</sup>, LIU Lijun<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup> Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology, Yangzhou University/Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Cultivation in the Middle and Lower Reaches of the Yangtze River of Ministry of Agriculture, Yangzhou 225009, China; <sup>2</sup> The Comprehensive Service Center of Agricultural Extension of Dongtai Township, Dongtai 224200, China; \* Corresponding author, E-mail: ljliu@yzu.edu.cn)

**Abstract: 【Objective】** We aim to reveal the effects of alternate wetting and irrigation during whole growth period on grain yield in rice cultivars with different drought resistance and its physiological mechanisms. **【Method】** With four rice cultivars differed in drought resistance, Yangdao 6 and Liangyoupeijiu (*indica*), Hanyou 8 and Zhendao 88 (*japonica*), as materials, three water management regimes, i.e. CI (conventional irrigation), WMD (alternate wetting and moderate drying irrigation) and WSD (alternate wetting and severe drying irrigation) during the whole growing season were conducted to investigate their effects on grain yield in a pot experiment. **【Result】** Compared with CI, WMD significantly increased the grain yields of Yangdao 6 and Hanyou 8 with higher drought resistance by 6.9% and 7.5%, and decreased those of Liangyoupeijiu and Zhendao 88 with lower drought resistance by 7.28% and 8.10%, respectively. Under WSD, the grain yields of four cultivars all decreased significantly, but the yield declines in Liangyoupeijiu and Zhendao 88 were much higher than those in Yangdao 6 and Hanyou 8. Under WMD, root oxidation activity, cytokinin (zeatin + zeatin riboside) content in roots and leaves, leaf photosynthetic rate and water potential, activities of enzymes involved in sucrose-to-starch conversion in grains were all significantly increased in Yangdao 6 and Hanyou 8 after re-watering and they were all nearly the same or decreased in Liangyoupeijiu and Zhendao 88. Under WSD, these indices were all decreased in four rice cultivars. **【Conclusion】** Stronger root oxidation activity, higher cytokinin (zeatin + zeatin riboside) content in roots and leaves, greater photosynthetic rate and water potential of leaves and activities of enzymes involved in sucrose-to-starch conversion in grains after re-watering were the basic physiological characteristics in rice cultivars with strong drought resistance under WMD.

**Key words:** rice; alternate wetting and drying irrigation; grain yield; root; photosynthetic rate; key enzyme; sucrose-to-starch conversion; physiological reason

**摘 要: 【目的】**旨在阐明全生育期干湿交替灌溉对抗旱性不同水稻品种产量的影响。**【方法】**以抗旱性差异显著的4个水稻品种(籼稻扬稻6号和两优培九, 粳稻早优8号和镇稻88)为材料, 以常规水层灌溉(CI)为对照, 在盆栽条件下研究了轻干湿交替灌溉(WMD)和重干湿交替灌溉(WSD)对水稻产量、根系、叶片及籽粒部分生理特性的影响。**【结果】**与CI相比, WMD处理下抗旱性较强品种扬稻6号和早优8号产量分别提高6.90%和7.45%, 抗旱性较弱品种两优培九和镇稻88产量分别降低7.28%和8.10%。WSD处理下, 4个水稻品种的产量均显著下降, 抗旱性较弱的品种产量降幅远高于抗旱性较强的水稻品种。WMD处理下, 扬稻6号和早优8号复水后根系氧化力、根系与叶片细胞分裂素(玉米素+玉米素核苷)含量、叶片光合速率和籽粒中蔗糖-

收稿日期: 2017-01-10; 修改稿收到日期: 2017-03-29。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31671614;31371562); 国家公益性行业(农业)专项(201203031); 江苏省科技成果转化专项资金资助项目(BA2014074)。

淀粉代谢途径关键酶的活性均较 CI 有不同程度提高,而两优培九和镇稻 88 上述指标则与 CI 持平或有不同程度降低。WSD 处理下,4 个品种上述指标均较 CI 不同程度降低。【结论】轻干湿交替灌溉条件下,根系活性强、叶片细胞分裂素含量和光合速率高、籽粒中蔗糖-淀粉代谢途径关键酶活性强是抗旱性较强水稻品种的基本生理特征。

**关键词:** 水稻;干湿交替灌溉;产量;根系;光合速率;关键酶;蔗糖-淀粉代谢;生理原因

**中图分类号:** S511.07

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1001-7216(2017)04-0379-12

水稻是我国人民日常生活中最重要的粮食作物之一,稻米是我国一半以上人口的主粮,水稻年产量位居我国粮食类作物第一,稻谷占我国粮食总产量的 43.6% 左右<sup>[1]</sup>。但水稻也是耗肥、耗水最多的农作物之一,水稻灌溉所需用水量占全国总用水量的 54% 左右,占农业总灌溉用水量的 62.5%<sup>[2]</sup>。因此,必须更深入地研究水稻在不同干湿交替灌溉条件下产量的变化规律,探索适于水稻生产的高产、高效灌溉方式,选择和选育抗旱品种,以提高产量。

多年来,我国稻作科学工作者围绕高产、高效、节水的目标,创建了多种节水灌溉技术,为推动稻作科学的进步和发展作出了重要的贡献。多数研究表明,采用节水灌溉技术较传统淹水灌溉有较大幅度的增产,这与节水灌溉技术促进水稻的根系生长发育,促进根系对养分的吸收、合理利用光能、形成高产优质的群体结构等紧密相关。我国的节水灌溉技术主要有“浅、湿、晒”灌溉技术<sup>[3]</sup>、间歇灌溉技术<sup>[4-5]</sup>、控制灌溉技术<sup>[6]</sup>、蓄雨型灌溉技术<sup>[7]</sup>、干湿交替灌溉技术<sup>[8-10]</sup>等。其中,干湿交替灌溉技术在生产中的应用最为广泛,在我国和东亚的许多国家如孟加拉国、印度、越南等都被广泛应用,并取得了明显的节水效果<sup>[11-12]</sup>。但干湿交替灌溉对产量的影响,研究结果不一,与常规灌溉相比,有些报道可以保产甚至增产,有的报道则显著减产<sup>[13-14]</sup>。

节水灌溉技术可能会在水稻某些生育时期造成水分亏缺或胁迫,从而影响水稻产量形成。不同生育阶段的土壤水分亏缺或胁迫,对水稻产量具有不同程度的影响<sup>[15-16]</sup>。以往关于节水栽培或干湿交替灌溉对水稻产量影响的研究,较多集中于花后水分管理对水稻生长发育、产量形成方面的影响,对于全生育期干湿交替灌溉对水稻产量形成的研究相对较少,对抗旱性不同的水稻品种产量差异的原因及其机理研究则更少。本研究以抗旱性差异显著的 4 个水稻品种为材料,较为系统地研究了全生育期干湿交替灌溉对抗旱性不同水稻品种产量的影响及其生理基础,以期为水稻高产栽培和抗旱品种选育提供理论和实践依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与试验地基本情况

试验于 2013、2014 年在扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室盆栽试验场进行。供试品种为本课题组筛选出的抗旱能力有明显差异的 4 个水稻品种,其中抗旱能力较强的两个水稻品种为扬稻 6 号(籼稻)和早优 8 号(粳稻),抗旱能力较弱的两个水稻品种为两优培九(籼稻)和镇稻 88(粳稻)。两年均为露地湿润育秧,5 月 10 日播种,6 月 8 日移栽至盆钵,盆钵直径 25 cm,高 30 cm,内装过筛细土 18 kg,土壤含有机质 2.32%,有效氮 95.2 mg/kg,速效磷 22.5 mg/kg,速效钾 82.6 mg/kg。每盆 3 穴,每穴 2 苗。移栽前每盆施 2 g 尿素和 0.5 g 磷酸二氢钾( $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ),移栽后 7 d 和穗分化期每盆分别施尿素 0.5 g 和 0.6 g。

自移栽后 6 d(活棵)起至成熟前一周,设置 3 种水分处理:1)保持浅水层 2~3 cm 直至收获前一周,简称常规灌溉(对照,CI,conventional irrigation);2)自浅水层自然落干至土壤水势-25 kPa,然后灌 1~2 cm 水层,再落干,如此循环至收获前一周,简称轻干湿交替灌溉(WMD,alternate wetting and moderate drying irrigation);3)自浅水层自然落干至土壤水势-50 kPa,然后灌 1~2 cm 水层,再落干,如此循环至收获前一周,简称重干湿交替灌溉(WSD,alternate wetting and severe drying irrigation)。在水分处理盆中安装真空表式土壤负压计(中国科学院南京土壤研究所产),每 5 盆安装 1 个土壤负压计监测 15~20 cm 深土壤水势。每材料每处理 50 盆,分成两组,按品种和水分处理随机区组排列。在分蘖中期、穗分化期、抽穗期和灌浆中期(抽穗后 20 d)破坏性取样后,及时对盆钵进行位置互换,减少因通风、透光等变化引起的试验误差。用塑料大棚遮雨。其余管理按常规高产栽培进行。

### 1.2 取样与测定

#### 1.2.1 根系活力和根系玉米素(Z)+玉米素核苷(ZR)含量

分别于分蘖中期、穗分化期、抽穗期和灌浆

中期(抽穗后 20 d)复水后,各处理依据平均茎蘖数选取有代表性的植株 4 盆(12 穴),将其装入 70 目的筛网袋中,先用流水冲洗,然后用农用压缩喷雾器将根冲洗干净,取 4 穴根用于根系活力与根系 Z+ZR 含量的测定,并将植株按根、茎、叶分开,于 105℃下烘箱中杀青 30 min,而后继续在 80℃下烘干 48 h,至恒重状态,冷却至室温后用精度为百分之一的电子天平分别称取各部分器官干质量。按章骏德<sup>[17]</sup>方法测定根系活力,剩余样品挤干后装入保鲜袋,液氮速冻后保存于-70℃超低温冰箱,用于根系细胞分裂素(Z+ZR)含量的测定。根系中 Z+ZR 的提取、纯化和定量分析采用高效液相色谱法<sup>[18]</sup>。Z+ZR 含量的计算按 Weiler 等<sup>[19]</sup>和杨建昌等<sup>[20]</sup>方法。

### 1.2.2 叶片水势、光合速率和叶片 Z+ZR 含量

分别于移栽后 20、43、66、79、95 和 115 d 中午 11:30,用托普 TLD-3000 型露点水势仪测定水稻最上部完全展开叶叶片水势,测定水势均选择晴天,每处理重复 6 次。

分别于分蘖中期、幼穗分化期、抽穗期和灌浆中期(抽穗后 20 d),当轻干湿交替灌溉处理(WMD)的土壤落干至水势为-25 kPa,重干湿交替灌溉处理(WSD)的土壤落干至水势为-50 kPa 时,测定水稻植株最上展开叶的光合速率,在复水后第 2 天同样测定叶片光合速率。叶片光合速率采用美国 LI-COR 公司生产的 LI-COR 6400 便携式光合测定仪测定,叶室 CO<sub>2</sub>浓度为 380 μmol/mol,使用红蓝光源,光量子通量密度(PFD)为 1400 μmol/(m<sup>2</sup> s),温度为 28~30℃,各处理(品种)重复测定 6 张叶片。同时取水稻顶部全展叶,置于液氮固定 3 min,样品保存在-70℃超低温冰箱中用于测定叶片中 Z+ZR 含量,测定方法同根系中 Z+ZR 含量测定方法。

### 1.2.3 籽粒中蔗糖-淀粉代谢途径关键酶活性

在灌浆早期(抽穗后 10 d)和灌浆中期(抽穗后 20 d)及复水后第 2 天,各处理选取 10 穗长势一致的稻穗,摘下所有受精籽粒,加 3~5 mL 100 mmol/L Tricine-NaOH 提取液[pH8.0,含有 10 mmol/L MgCl<sub>2</sub>, 2 mmol/L EDTA、50 mmol/L 2-mercaptoethanol、12% (v/v) glycerol、5% (w/v) PVP 40]于研钵中研磨(温度保持在 0℃),15000r/min 下离心 5 min (4℃),上清液(粗酶液)用于测定籽粒中蔗糖合成酶(SuSase)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、淀粉合成酶(StSase)和淀粉分支酶

(SBEase)活性。籽粒中 SuSase、AGPase、StSase 和 SBEase 活性的测定参照 Yang 等<sup>[21-22]</sup>方法。

### 1.2.4 考种与计产

于成熟期各处理取 6 盆,每盆单独脱粒计产。另取 4 盆用于考种,考查每盆穗数和每穗粒数,水漂后对空粒数、瘪粒数和饱粒数进行计数,计算结实率并测定饱粒(比重>1.0)千粒重。

### 1.2.5 数据计算与分析

数据、表及文字处理采用 Office 2010 软件,其中部分数据用 SPSS 20.0 进行统计分析,用  $P=0.05$  最小显著极差法(LSD<sub>0.05</sub>)进行平均数显著性检验。

由于两年(2013、2014)试验结果趋势基本一致,文中数据以两年试验结果的平均值表示。

## 2 结果与分析

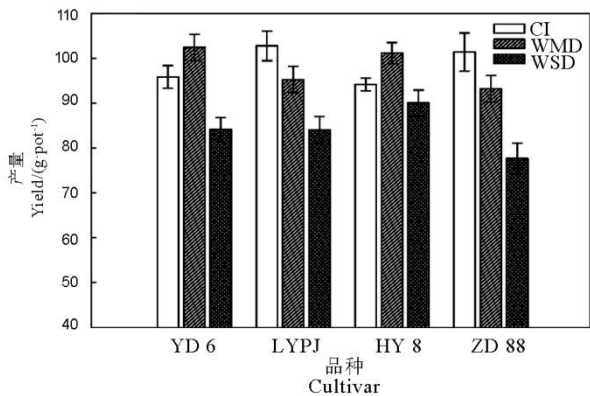
### 2.1 产量及其构成因素

与 CI 相比, WMD 处理提高了抗旱性较强品种扬稻 6 号的产量,增幅为 6.90%。而抗旱性较弱的两优培九产量则下降了 7.28%,差异显著。两粳稻品种之间比较可以看出, WMD 处理使得早优 8 号产量提高了 7.45%,而抗旱性较弱的镇稻 88 的产量显著降低,降幅达 8.10%。在 WSD 条件下,4 个水稻品种的产量均较 CI 显著降低,但品种间减产幅度存在明显差异。抗旱性较弱的品种两优培九和镇稻 88 产量的降幅分别达 18.21% 和 23.41%,远高于抗旱性较强品种扬稻 6 号和早优 8 号的 12.22% 和 4.38% (图 1)。

从产量构成因素分析(表 1), WMD 处理下,扬稻 6 号与早优 8 号总颖花量(穗数×每穗粒数)与 CI 无显著差异,但 WMD 显著提高了上述两品种的结实率和千粒重,这是其产量得以提高的主要原因。而两优培九和镇稻 88 两品种 WMD 处理下的总颖花量明显低于 CI,结实率或粒重增加所得未能补偿总颖花量下降所失,导致产量明显下降。在 WSD 处理下,两优培九和镇稻 88 两品种的总颖花量下降幅度大是造成其产量降幅明显高于扬稻 6 号和早优 8 号的主要原因。

### 2.2 根系氧化力与根系 Z+ZR 含量

根系氧化力随着生育进程而降低。WMD 落干复水后的测定结果表明,扬稻 6 号与早优 8 号的根系活力显著增强,两优培九与镇稻 88 根系氧化力与 CI 持平或有不同程度降低。WSD 复水后,4 个品



CI—全生育期常规灌溉；WMD—全生育期轻干湿交替灌溉；WSD—全生育期重干湿交替灌溉。YD 6—扬稻 6 号；LYPJ—两优培九；HY 8—早优 8 号；ZD 88—镇稻 88。

CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate wetting and moderate drying irrigation; WSD, Alternate wetting and severe drying irrigation; YD 6, Yangdao 6; LYPJ, Liangyoupei jiu; HY 8, Hanyou 8; ZD 88, Zhendao 88.

图 1 干湿交替灌溉下抗旱性不同水稻品种产量表现  
Fig. 1. Grain yield under different water managements.

种的根系氧化力变化趋势一致，均较 CI 呈降低趋势，但扬稻 6 号与早优 8 号和 CI 相比差异较小，而两优培九与镇稻 88 和 CI 相比则显著下降(图 2)。

与 CI 相比，WMD 处理复水后扬稻 6 号与早优 8 号根系 Z+ZR 含量显著增加，而两优培九与镇稻 88 根系 Z+ZR 含量均有不同程度降低。WSD 处理复水后四个水稻品种根系 Z+ZR 含量均较常规灌溉 (CI) 显著降低 (图 3)。

表 1 干湿交替灌溉对抗旱性不同水稻品种产量构成因素的影响

Table 1. Effect of alternate wetting and drying irrigation on yield components of rice cultivars with different drought resistance

品种 Cultivar	处理 Treatment	每盆穗数 Panicle number per pot	每穗实粒数 Filled grain number per panicle	结实率 Seed setting rate/%	千粒重 1000-grain weigh/g
扬稻 6 号 Yangdao 6	CI	23±2 a	168±5 b	86.6±0.9 b	28.1±0.4 b
	WMD	21±1 ab	181±4 a	92.7±0.7 a	28.8±0.3 ab
	WSD	18±2 b	179±5 a	88.2±0.8 b	29.1±0.2 a
两优培九 Liangyoupei jiu	CI	25±2 a	185±4 b	85.1±0.6 b	26.4±0.3 c
	WMD	21±1 b	206±5 a	87.2±0.9 a	27.1±0.2 b
	WSD	18±1 c	207±3 a	83.8±0.6 c	27.7±0.2 a
早优 8 号 Hanyou 8	CI	25±1 a	164±6 b	88.5±0.7 a	25.8±0.6 c
	WMD	25±2 ab	173±2 a	88.5±0.8 a	26.8±0.3 a
	WSD	22±1 b	177±4 a	87.8±0.8 a	26.9±0.4 a
镇稻 88 Zhendao 88	CI	28±2 a	142±4 b	93.5±0.9 a	27.2±0.5 b
	WMD	24±1 b	155±6 a	89.9±0.7 b	28.3±0.4 a
	WSD	21±1 c	158±3 a	85.8±0.8 c	27.1±0.4 b

CI—全生育期常规灌溉；WMD—全生育期轻干湿交替灌溉；WSD—全生育期重干湿交替灌溉。同一栏同一品种内不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。

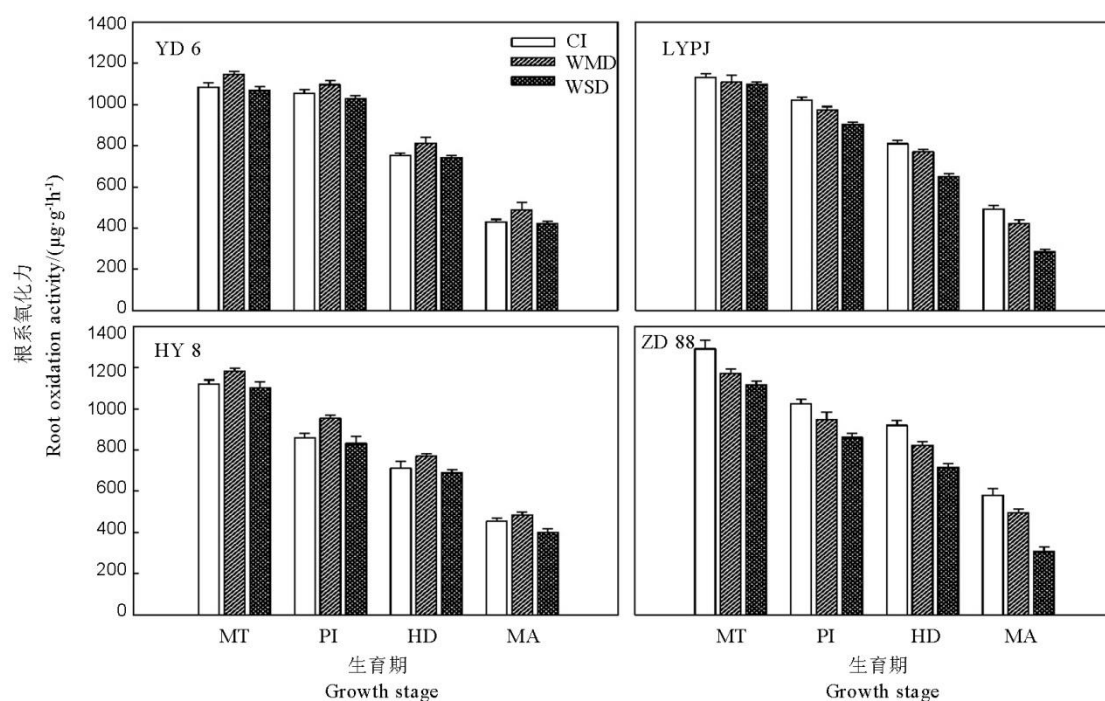
CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate wetting and moderate drying irrigation; WSD, Alternate wetting and severe drying irrigation. Values followed by various lowercase letters mean significant difference at the 0.05 level.

2.3 叶片水势、光合速率与叶片中 Z+ZR 含量

随生育进程推进，水稻叶片水势呈不断下降趋势 (图 5)。同一水稻品种随着干湿交替灌溉的加重，叶片水势亦呈下降趋势。在 CI 处理下，不同水稻品种叶片水势并无明显区别。但随着干旱的加重，品种间差异明显。如在 WMD 或 WSD 处理下，两优培九的叶片水势均明显低于扬稻 6 号。早优 8 号和镇稻 88 两品种的变化趋势与扬稻 6 号和两优培九基本一致 (图 4)。

在分蘖中期、幼穗分化期、抽穗期和灌浆中期，WMD 处理条件下当土壤落干 (土壤水势达到 -25 kPa) 时，扬稻 6 号与早优 8 号的叶片光合速率与 CI 无显著差异，而两优培九和镇稻 88 的叶片光合速率大多显著低于 CI。WMD 处理复水后扬稻 6 号和早优 8 号的叶片光合速率显著高于 CI，而两优培九与镇稻 88 的叶片光合速率则与 CI 无显著差异。WMD 处理在土壤落干期对扬稻 6 号与早优 8 号的叶片没有伤害，相反在复水后会提高光合速率，表明 WMD 处理更有利于提高抗旱性较强品种的叶片光合作用。与 CI 相比，无论土壤是落干期还是复水期，WSD 处理都显著降低了上述 4 个水稻品种叶片的光合速率，并且土壤水势达到 -50kPa 时下降幅度更为明显 (表 2)。

除分蘖中期外，与 CI 相比，整个生育期 WMD 处理均显著提高了 4 个品种叶片中 Z+ZR 的含量。另外，与土壤落干期 (土壤水势达 -25 kPa) 相比，复水后 4 个品种叶片 Z+ZR 含量均显著增加。



CI—全生育期常规灌溉；WMD—全生育期轻度干湿交替灌溉；WSD—全生育期重度干湿交替灌溉；MT—分蘖中期；PI—穗分化始期；HD—抽穗期；MA—成熟期；YD 6—扬稻 6 号；LYPJ—两优培九；HY 8—早优 8 号；ZD 88—镇稻 88。下同。

CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate wetting and moderate drying irrigation; WSD, Alternate wetting and severe drying irrigation; MT, Mid-tillering; PI, Panicle initiation; HD, Heading; MA, Maturity; YD 6, Yangdao 6; LYPJ, Liangyoupei jiu; HY 8, Hanyou 8; ZD 88, Zhendao 88. The same as below.

图 2 干湿交替灌溉下不同水稻品种根系氧化力的变化（复水后测定结果）

Fig. 2. Effects of alternate wetting and drying irrigation on root oxidation activity.

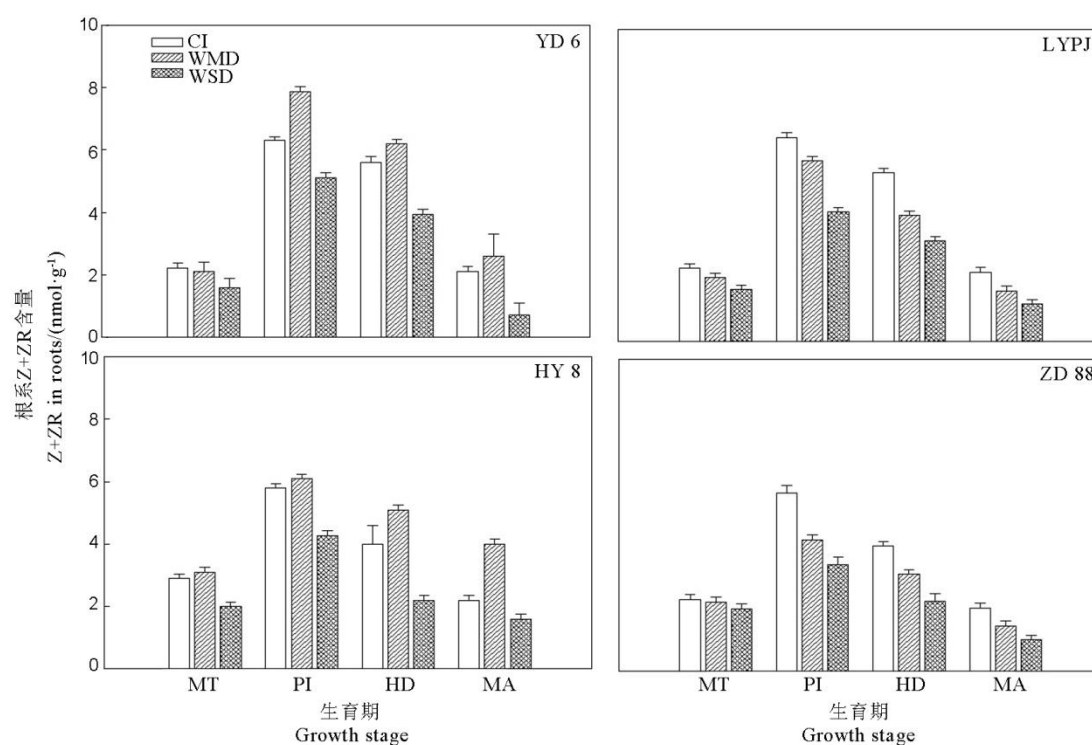
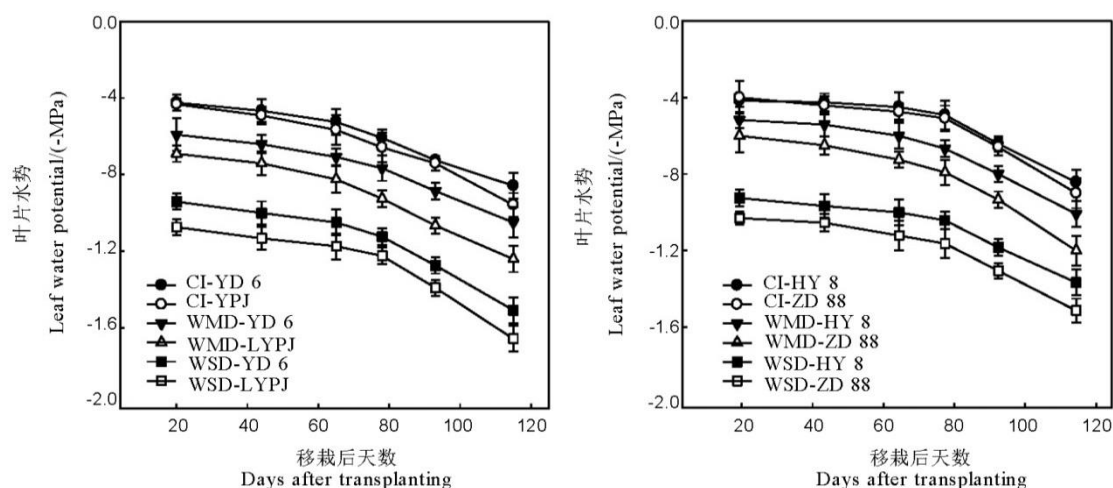


图 3 干湿交替灌溉下不同水稻品种根系玉米素+玉米素核苷(Z+ZR)含量的变化(复水后测定结果)

Fig. 3. Effects of alternate wetting and drying irrigation on zeatin (Z) + zeatin riboside (ZR) content in roots

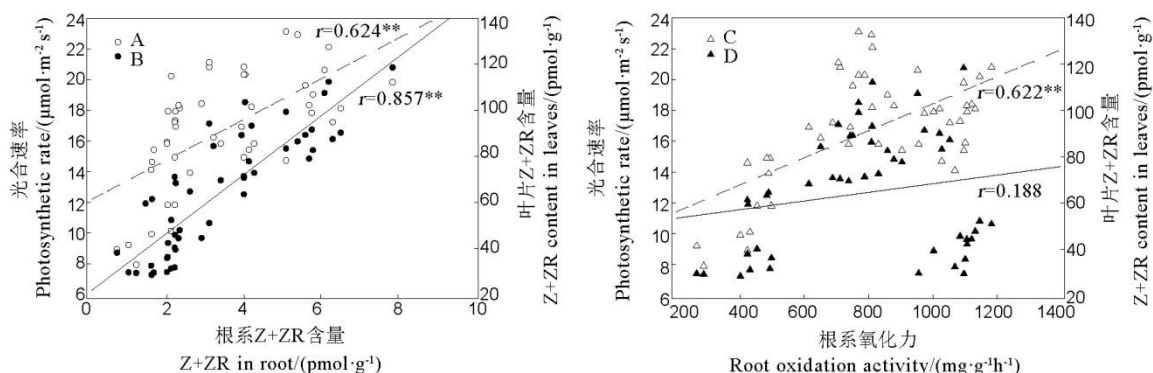


CI—全生育期常规灌溉; WMD—全生育期轻干湿交替灌溉; WSD—全生育期重干湿交替灌溉。YD 6—扬稻 6 号; LYPJ—两优培九; HY 8—早优 8 号; ZD 88—镇稻 88。

CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate wetting and moderate drying irrigation; WSD, Alternate wetting and severe drying irrigation; YD 6, Yangdao 6; LYPJ, Liangyoupeijiu; HY 8, Hanyou 8; ZD 88, Zhendao 88.

图 4 干湿交替灌溉下不同水稻品种叶片水势的变化

Fig. 4. Effects of alternate wetting and drying irrigation on leaf water potential.



A—根系 Z+ZR 含量与叶片光合速率的相关; B—根系 Z+ZR 含量与叶片 Z+ZR 含量的相关; C—根系活力与叶片光合速率的相关; D—根系活力与叶片 Z+ZR 含量的相关。\*\*, 表示相关性极显著。

A, Correlation between Z+ZR in roots and photosynthetic rate; B, Correlation between Z+ZR in roots and Z+ZR in leaves; C, Correlation between root oxidation activity and photosynthetic rate; D, Correlation between root oxidation activity and Z+ZR in leaves. \*\*, indicate significant correlation at the 0.01 level.

图 5 根系 Z+ZR 含量与根系氧化力和叶片光合速率、Z+ZR 含量的相关( $n=48$ )

Fig. 5. Correlation coefficients of Z+ZR in roots and root oxidation activity with Z+ZR in leaves and photosynthetic rate.

WSD 处理土壤落干期(土壤水势达 $-50$  kPa 时)4 个水稻品种叶片 Z+ZR 含量最低,复水后其叶片中 Z+ZR 含量虽有所上升,但仍均显著低于 CI(表 3)。

相关分析表明(图 5),根系氧化力与叶片光合速率、根中 Z+ZR 含量与叶片中 Z+ZR 含量、叶片光合速率呈极显著正相关( $r=0.622^{**}\sim 0.857^{**}$ ),表明根系的生长发育与地上部生长发育及光合生产密切相关。

## 2.4 籽粒中蔗糖-淀粉代谢途径关键酶活性

总体而言,灌浆早期(抽穗后 10 d)籽粒中蔗糖合酶(SuSase)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶

(AGPase)、淀粉合酶(StSase)和淀粉分支酶(SBEase)的活性均高于灌浆中期(抽穗后 20 d),但不同酶类的活性变化趋势因处理及品种不同而表现不同(图 6~9)。WMD 处理在土壤落干时(土壤水势达 $-25$  kPa),扬稻 6 号籽粒中蔗糖合酶(SuSase)的活性高于 CI,复水后 SuSase 活性较落干时有大幅度提高,而两优培九土壤落干及复水后其籽粒中 SuSase 活性与 CI 持平。在 WSD 处理中,当土壤落干(土壤水势达 $-50$  kPa)时,扬稻 6 号和两优培九籽粒中 SuSase 活性均显著低于 CI。复水后两品种 SuSase 活性虽有所增加,但仍显著低于 CI。

表 2 干湿交替灌溉下抗旱性不同水稻品种光合速率的变化

Table 2. Effects of alternate wetting and drying irrigation on photosynthetic rate. <span style="float:right">μmol/(m<sup>2</sup>·s)</span>									
品种 Cultivar	处理 Treatment	分蘖中期 Mid-tillering stage		穗分化期 Panicle initiation		抽穗期 Heading		灌浆中期 Mid-filling stage	
		W1	W2	W1	W2	W1	W2	W1	W2
扬稻 6 号	CI	17.1±0.9 a	17.3±0.8 b	16.9±0.8 a	17.2±0.9 b	19.1±0.9 a	19.6±0.8 b	10.3±0.6 a	10.1±0.9 b
Yangdao 6	WMD	16.9±0.8 a	20.2±0.8 a	15.9±1.1 a	19.8±1.2 a	18.6±1.1 a	22.1±1.1 a	9.6±0.8 a	13.9±0.7 a
	WSD	10.1±1.3 c	14.1±1.2 c	10.9±1.3 c	14.7±1.3 c	12.9±0.9 c	16.9±0.8 c	5.9±0.4 c	8.9±0.6 c
两优培九	CI	17.8±1.2 a	18.1±0.4 a	17.7±0.4 a	18.1±0.4 a	22.1±1.1 a	22.9±1.3 a	14.3±0.7 a	14.9±0.5 a
Liangyoupeiju	WMD	15.2±0.9 b	17.9±0.6 a	17.1±0.7 a	17.8±0.5 a	19.6±0.7 b	20.3±1.1 b	12.0±0.9 b	14.6±0.8 a
	WSD	12.5±0.6 c	15.4±0.3 b	12.9±0.5 c	15.4±0.4 b	13.4±0.4 c	16.2±0.9 c	5.6±0.3 c	7.9±0.3 b
早优 8 号	CI	18.1±0.9 a	18.4±0.8 b	18.0±0.7 a	19.0±0.5 b	19.2±0.5 a	20.8±0.9 b	11.7±0.3 a	11.8±0.5 b
Hanyou 8	WMD	16.9±0.9 a	20.8±1.1 a	17.2±0.8 a	20.6±0.6 a	19.1±0.5 a	23.1±1.1 a	11.4±0.4 a	14.9±0.5 a
	WSD	11.4±0.4 c	15.9±0.6 c	11.9±0.4 c	15.8±0.5 c	12.7±0.6 b	17.2±0.6 c	6.2±0.2 c	9.9±0.3 c
镇稻 88	CI	18.1±0.7 a	18.3±0.7 a	17.9±0.6 a	18.3±0.7 a	19.9±0.7 a	20.3±0.9 a	11.7±0.6 a	11.8±0.5 a
Zhendao 88	WMD	15.9±0.6 b	17.9±0.6 a	16.2±0.4 b	18.2±0.6 a	19.2±0.8 a	21.1±0.8 a	10.4±0.6 b	11.9±0.5 a
	WSD	11.4±0.4 c	15.8±0.4 b	11.8±0.5 c	15.8±0.4 b	12.2±0.5 b	16.9±0.6 b	6.4±0.3 c	9.2±0.4 b

CI—全生育期常规灌溉；WMD—全生育期轻干湿交替灌溉；WSD—全生育期重干湿交替灌溉；W1—土壤落干期，指土壤水势达预设指标值时的测定值；W2—土壤复水期，指土壤落干复水后第 2 天的测定值。同一栏同一品种内不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。

CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate wetting and moderate drying irrigation; WSD, Alternate wetting and severe drying irrigation; W1, Soil drying period; W2, Re-watering Period. Values followed by various lowercase letters mean significant difference at the 0.05 level.

表 3 干湿交替灌溉下不同水稻品种叶片 Z+ZR 含量的变化

Table 3. Effects of alternate wetting and drying irrigation on Z+ZR in leaves. <span style="float:right">pmol/g</span>									
品种 Cultivar	处理 Treatment	分蘖中期 Mid-tillering		穗分化期 Panicle initiation		抽穗期 Heading		灌浆中期 Mid-filling stage	
		W1	W2	W1	W2	W1	W2	W1	W2
扬稻 6 号	CI	43.2±2.3 a	45.6±2.9 b	89.0±3.1 b	87.3±4.4 b	83.0±3.2 b	89.1±2.9 b	28.6±1.9 b	31.1±1.9 b
Yangdao 6	WMD	29.1±2.5 b	52.1±3.2 a	103.3±4.2 a	118.4±4.2 a	97.4±3.3 a	112.2±3.6 a	51.3±2.6 a	64.5±2.2 a
	WSD	21.3±2.8 c	32.3±2.4 c	70.3±5.2 c	83.2±4.3 c	81.3±3.1 c	89.0±3.1 b	18.2±1.9 c	37.9±2.1 c
两优培九	CI	45.0±3.1 a	47.7±3.3 a	88.9±4.2 a	90.1±3.8 a	83.6±2.9 b	86.3±3.3 b	27.2±1.8 b	31.5±2.1 b
Liangyoupeiju	WMD	31.6±2.2 b	42.1±2.9 b	81.1±4.9 b	91.4±3.7 a	91.3±3.3 a	103.3±3.9 a	47.1±2.1 a	61.2±1.9 a
	WSD	22.7±2.5 c	29.3±2.8 c	67.2±3.7 c	77.6±3.6 c	75.5±3.6 c	84.3±2.8 c	19.3±1.6 c	29.1±2.3 b
早优 8 号	CI	41.1±3.2 a	44.3±2.9 b	75.1±3.5 b	82.5±3.3 b	67.2±3.7 b	70.4±3.1 b	36.1±2.1 b	40.1±2.2 b
Hanyou 8	WMD	30.0±2.7 b	50.8±2.2 a	95.7±3.7 a	107.3±4.1 a	90.4±4.5 a	99.1±4.2 a	52.5±2.7 a	63.3±1.8 a
	WSD	20.5±3.2 c	35.6±3.1 c	61.8±3.4 c	72.6±2.4 c	50.3±3.6 c	70.8±3.2 b	20.4±2.6 c	28.3±1.3 c
镇稻 88	CI	41.4±2.7 a	44.2±2.8 a	76.3±3.1 b	78.8±2.7 b	70.3±3.8 b	71.3±3.5 b	34.7±2.2 b	36.1±1.5 b
Zhendao 88	WMD	29.3±3.5 b	39.3±3.2 b	80.4±3.7 a	93.1±4.1 a	86.4±3.8 a	94.0±2.9 a	53.1±3.2 a	59.3±1.6 a
	WSD	21.2±2.9 c	29.5±1.9 c	56.2±3.7 c	69.4±3.9 c	51.7±3.9 c	68.2±2.9 c	19.6±1.9 c	29.4±1.1 c

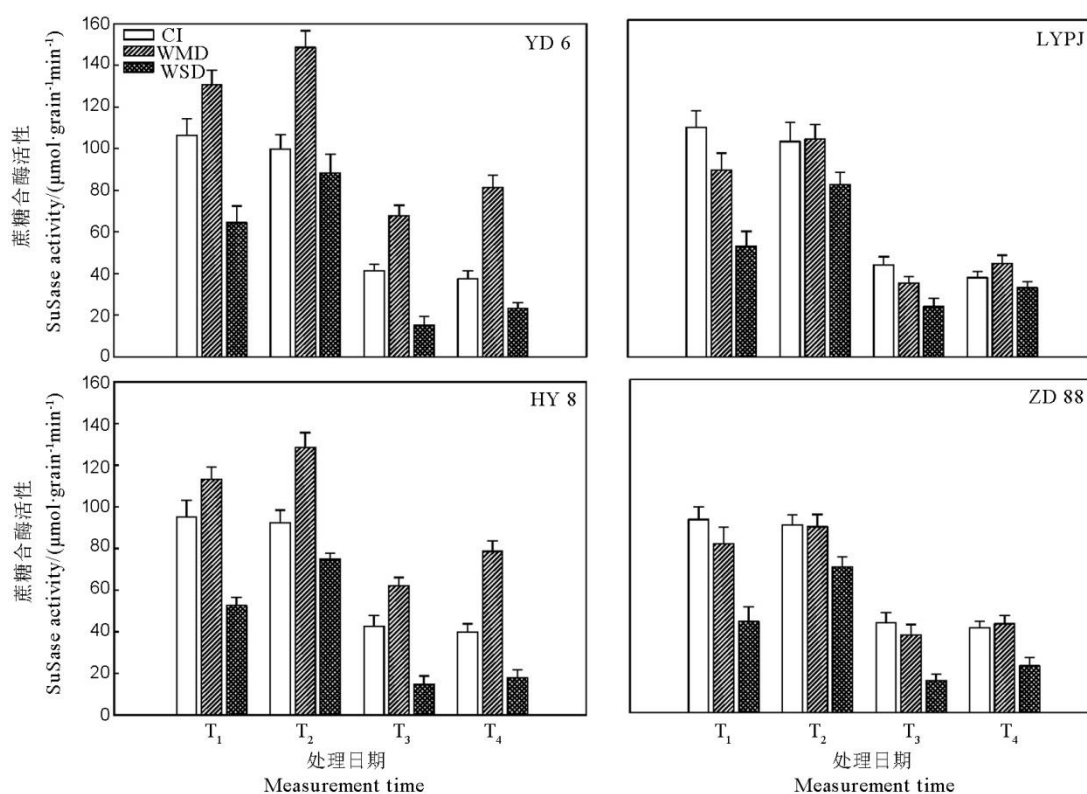
CI—全生育期常规灌溉；WMD—全生育期轻干湿交替灌溉；WSD—全生育期重干湿交替灌溉；W1—土壤落干期；W2—土壤复水期。同一栏同一品种内不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。

CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate wetting and moderate drying irrigation; WSD, Alternate wetting and severe drying irrigation; W1, The soil drying period; W2, The re-watering period. Values followed by various lowercase letters mean significant difference at the 0.05 level.

早优 8 号和镇稻 88 两品种籽粒中 SuSase 活性的变化趋势与扬稻 6 号和两优培九相类似(图 6)。淀粉分支酶(SBEase)活性的变化趋势与蔗糖合酶(SuSase)基本一致，但扬稻 6 号和早优 8 号籽粒中 SBEase 的活性均不同程度高于两优培九和镇稻 88(图 7)。

籽粒中腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)活性的变化与上述两种酶表现略有不同。在灌浆早、

中期 WMD 处理土壤落干时，扬稻 6 号和早优 8 号籽粒中 AGPase 活性与 CI 基本持平。复水后两品种中 AGPase 的活性则较 CI 显著提高，而两优培九和镇稻 88 在土壤落干时其籽粒中 AGPase 活性显著低于 CI，而复水后两品种籽粒中 AGPase 活性与 CI 无差异显著。在 WSD 处理中，无论是在土壤落干(土壤水势达 -50 kPa)还是复水后，4 个



CI—全生育期常规灌溉；WMD—全生育期轻度干湿交替灌溉；WSD—全生育期重度干湿交替灌溉。YD 6—扬稻 6 号；LYPJ—两优培九；HY 8—早优 8 号；ZD 88—镇稻 88；T<sub>1</sub>—灌浆早期（抽穗后 10 d）土壤落干时；T<sub>2</sub>—T<sub>1</sub>复水后第 2 天；T<sub>3</sub>—灌浆中期（抽穗后 20 d）土壤落干时；T<sub>4</sub>—T<sub>3</sub>复水后第 2 天。下同。

CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate wetting and moderate drying irrigation; WSD, Alternate wetting and severe drying irrigation; YD 6, Yangdao 6; LYPJ, Liangyoupei jiu; HY 8, Hanyou 8; ZD 88, Zhendao 88; T<sub>1</sub>, The soil drying period during early grain filling (10 d after heading); T<sub>2</sub>, Re-watering day after T<sub>1</sub>; T<sub>3</sub>, The soil drying period during mid-filling stage (20 d after heading); T<sub>4</sub>, Re-watering day after T<sub>3</sub>. The same as below.

图 6 干湿交替灌溉对不同水稻品种籽粒中蔗糖合酶(SuSase)活性的影响

Fig. 6. Effects of alternate wetting and drying irrigation on the activities of sucrose synthase (SuSase) in grains.

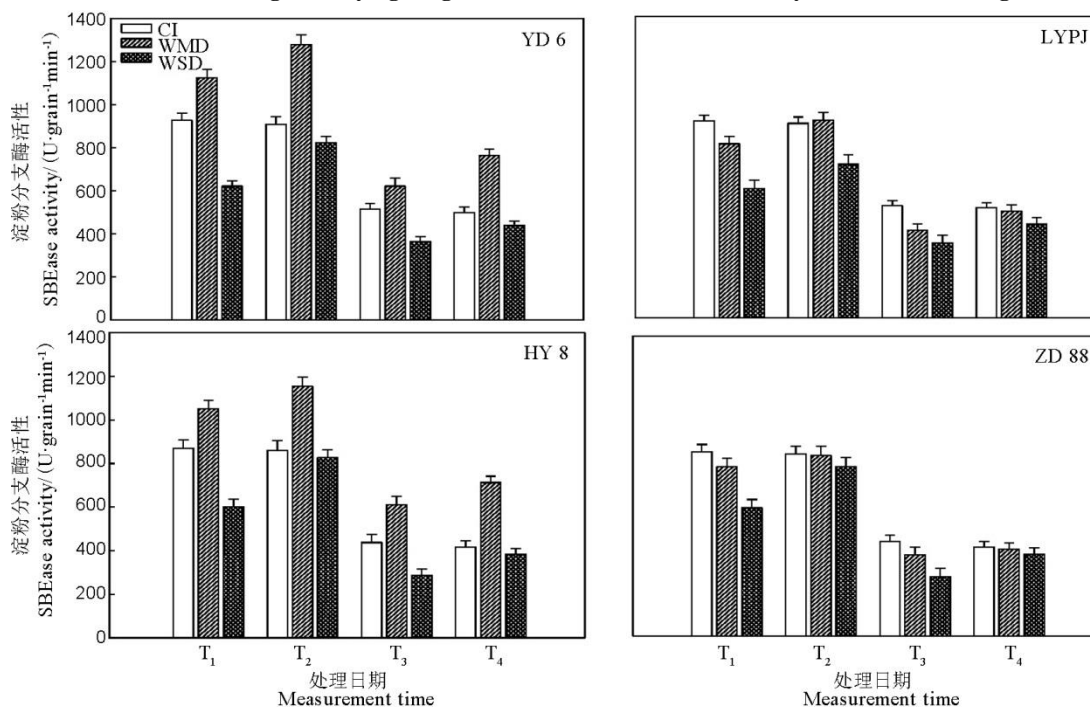


图 7 干湿交替灌溉对不同水稻品种籽粒中淀粉分支酶(SBEase)活性的影响

Fig. 7. Effects of alternate wetting and drying irrigation on the activities of starch branching enzyme (SBEase) in grains.

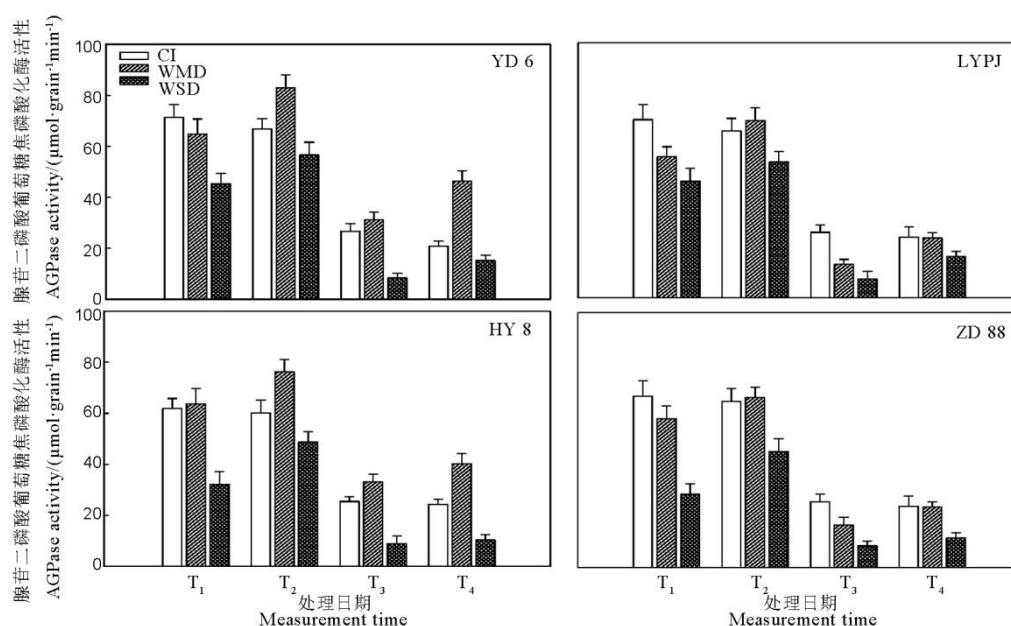


图 8 干湿交替灌溉对不同水稻品种籽粒中腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)活性的影响

Fig. 8. Effects of alternate wetting and drying irrigation on the activities of adenosine diphosphate glucose pyrophosphorylase (AGPase) in grains.

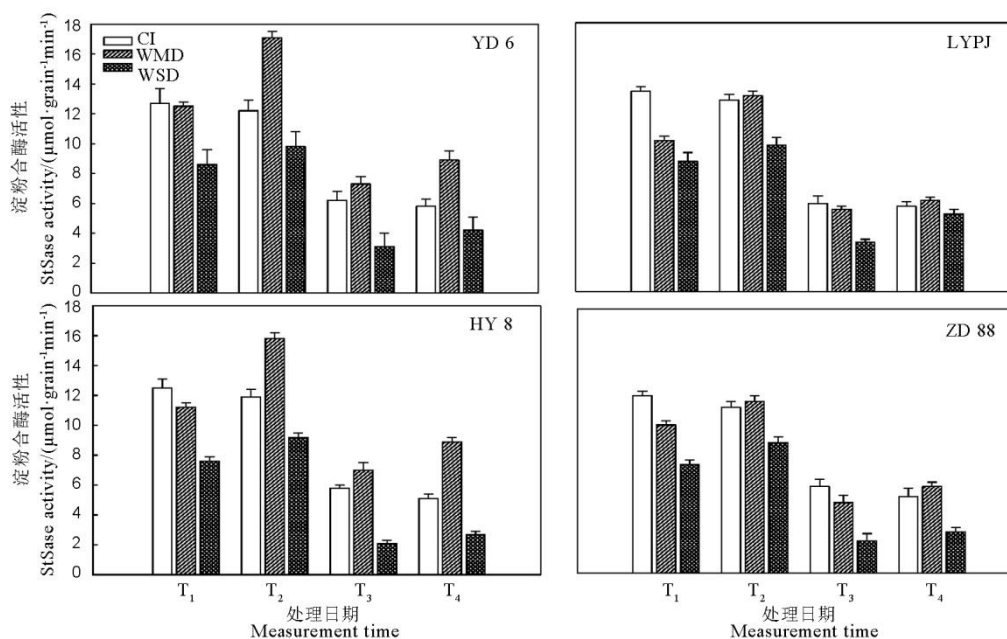


图 9 干湿交替灌溉对不同水稻品种籽粒中淀粉合酶(StSase)活性的影响

Fig. 9. Effects of alternate wetting and drying irrigation on the activities of Starch synthase (StSase) in grains.

水稻品种籽粒中 AGPase 的活性均较 CI 显著降低 (图 8)。籽粒中淀粉合酶(StSase)活性变化趋势与 AGPase 活性变化趋势相一致(图 9)。

### 3 讨论

以往有报道认为干湿交替灌溉较水层灌溉减产<sup>[9,23]</sup>, 也有研究者认为可以增产<sup>[13,14]</sup>。上述研究

结果的不一致可能与土壤和气候条件、水稻品种特性以及灌溉方法等有关。本研究表明, 干湿交替灌溉对产量的影响与品种的抗旱性和土壤落干的程度有密切关系, 当土壤落干的程度较轻(灌溉的低限土壤水势指标为-25 kPa)时, 抗旱性较强的两个水稻品种(扬稻 6 号、早优 8 号)籽粒中蔗糖-淀粉代谢途径关键酶活性和顶部全展叶光合

速率增强,结实率和粒重提高,最终使得产量显著增加,而抗旱性较差的两个品种(两优培九、镇稻 88)则相反,表明 WMD 处理可促进抗旱性较强水稻品种的生长发育、提高产量。相反,当土壤落干的程度较重(灌溉的低限土壤水势指标为 $-50\text{ kPa}$ )时,WSD 处理会严重影响水稻的生长发育,从而显著降低水稻产量。说明在不同的干湿交替灌溉条件下,根据水稻品种自身的抗旱性来控制土壤的落干程度是获取高产的关键。

根系作为水稻水分、养分吸收和运输的主要器官,其功能的发挥与根系的形态和生理特性密切相关。有研究表明,长期淹水会导致土壤中 $\text{Fe}^{2+}$ 、 $\text{H}_2\text{S}$ 等有毒还原性物质的积累<sup>[24]</sup>,对根系的生长发育造成不利的影响。WMD 处理则可有效改善土壤的氧化还原性并去除土壤中具有毒性的还原性物质,有利于水稻根系的生长<sup>[25-27]</sup>。本研究表明,在 WMD 处理下,抗旱性较强水稻品种的根系活力增强,根系活力的增强提高了根系吸收水分和养分的能力,可以为地上部生长提供的水分、养分和植物激素,进而促进地上部分的生长发育<sup>[28]</sup>;另一方面,地上部分生产能力的增强又为地下部分根系生长提供充足的光合同化物,促进根系的生长。相关性分析表明,在 WMD 处理下根系氧化力与叶片光合速率、根中 Z+ZR 含量与叶片中 Z+ZR 含量、叶片光合速率成极显著正相关,说明根、冠关系的相互协调和相互作用促进了产量的提高。而两个抗旱性较弱的水稻品种则相反,在 WMD 处理下根系活力的减小使得源能力和库强减弱,导致产量下降。在本研究中,作者观察到 WMD 处理可以显著提高扬稻 6 号和早优 8 号的根系与叶片中细胞分裂素(Z+ZR)的含量。有研究表明,细胞分裂素在促进细胞分裂和延缓衰老方面发挥重要作用<sup>[29]</sup>。在 WMD 处理下 Z+ZR 含量增加,可以促进水稻籽粒胚乳等细胞的分裂,并延缓植株的衰老。

有关在不同土壤水分状况下作物光合作用、内源激素含量变化以及抗氧化系统酶活性的变化等生理性状已有较多的研究<sup>[30,31]</sup>。但有关干湿交替灌溉对抗旱性不同水稻品种产量形成的生理机制研究较少。在 WSD 处理下,4 个水稻品种顶部全展叶的光合速率与籽粒中蔗糖合酶(SuSase)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、淀粉合酶(StSase)和淀粉分支酶(SBEase)的活性明显下降,导致结实率和粒重降低。在 WMD 处理下,两个抗旱能力较强的水稻品种(扬稻 6 号、早优 8

号)在土壤落干期叶片光合速率没有显著降低,复水后叶片光合速率较 CI 显著提高;光合作用和同化物向籽粒转运的共同提高促使了产量的显著增加。两个抗旱能力较弱的品种(两优培九、镇稻 88)在土壤落干期叶片光合作用显著降低,在复水期叶片光合速率较常规灌溉无显著差异,光合作用的下降导致产量降低。

本研究观察到,WMD 处理显著增强了灌浆早期和灌浆中期扬稻 6 号和早优 8 号籽粒中蔗糖合酶(SuSase)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、淀粉合酶(StSase)和淀粉分支酶(SBEase)的活性,在复水后表现尤为明显。SuSase 是蔗糖-淀粉代谢途径的一个关键酶,该酶活性被认为是库强的一个指标<sup>[32]</sup>,而 AGPase、StSase 和 SBEase 是淀粉合成的关键酶,其活性与淀粉合成速率和数量有密切关系<sup>[33]</sup>。由此推测,WMD 处理改善了扬稻 6 号与早优 8 号的水稻根系、叶片光合性能和籽粒中蔗糖-淀粉代谢途径关键酶的活性,最终有利于提高上述水稻品种的产量。

本研究为盆栽栽培试验。盆栽试验可精确控制水分和养分管理,研究结果具有较强的代表性,但盆栽条件与大田实际条件(如光照、通风、土壤水分养分供应等)仍有诸多不同,本研究部分结果仍有必要进一步在大田试验中进行验证。

## 4 结论

在 WMD 处理下,扬稻 6 号和早优 8 号叶片光合速率、叶片水势、根系氧化力、根系和叶片细胞分裂素含量以及籽粒中蔗糖-淀粉代谢途径关键酶活性的增强是在该处理方式下产量提高的重要生理原因。相反,在 WMD 条件下两优培九和镇稻 88 根系活性、源能力(叶片光合作用)和库强(细胞分裂素含量和蔗糖-淀粉代谢途径关键酶活性)的下降导致了产量的降低。在 WSD 处理下,四个品种以上指标均显著下降,导致减产。在干湿交替灌溉条件下,较高的叶片光合速率、叶片水势、根系氧化力、根系和叶片细胞分裂素含量、籽粒中蔗糖-淀粉代谢途径关键酶活性是抗旱性较强水稻品种获得高产的基本生理特征。

## 参考文献:

- [1] 杨文钰,屠乃美.作物栽培学各论.北京:中国农业出

- 版社, 2003, 2: 5-8.
- Yang W Y, Tu N M. Crop Cultivation Theory. Beijing: China Agricultural Publishing House, 2003, 2: 5-8.
- [2] 中华人民共和国水利部. 2006 年中国水资源公报. 北京: 中国水利水电出版社, 2007.
- The Ministry of Water Resources. China Water Resources Bulletin. Beijing: China Water Conservancy and Hydropower Press, 2007.
- [3] 张伟义. 大力推广“薄、浅、湿润、晒”灌溉新技术促使农业再上新台阶. 上海水利, 1998, s2: 37-39.
- Zhang W Y. Vigorously promote the “thin, shallow, moist, sun” irrigation technology to promote agriculture to a new level. *Shanghai Water*, 1998, s2: 37-39.
- [4] 吴端普, 吴天恩, 吴亚雄. 水稻需水规律与灌溉技术试验研究. 农田水利与小水电, 1995, 11: 11-13.
- Wu D P, Wu T E, Wu Y X. Study on rice water requirement and irrigation technique. *China Rural Water Hydrop*, 1995, 11: 11-13.
- [5] 李远华, 张祖莲, 赵长友, 薛继亮, 余峰, 赛力克·加甫. 水稻间歇灌溉的节水增产机理研究. 中国农村水利水电, 1998, 11:12-15.
- Li Y H, Zhang Z L, Zhao C Y, Xue J L, Yu F, Sailike J. Study on water saving and yield increasing mechanism of rice intermittent irrigation. *China Rural Water Hydrop*, 1998, 11: 12-15.
- [6] 张恩江, 韩雪冰, 刘春河. 寒区水稻节水控制灌溉技术应用研究. 黑龙江水专学报, 2007, 34(2): 11-13.
- Zhang E J, Han X B, Liu C H. Water saving control irrigation technique of rice in cold regions of Heilongjiang province. *J Heilongjiang Hydraul Engin Coll*, 2007, 34(2): 11-13.
- [7] 周立奎, 焦艳. 对水稻控制灌溉技术应用的研究. 中国科技信息, 2007, 12: 63-64.
- Zhou L K, Jiao Y. Study on application of controlled irrigation technique of rice. *China Sci Technol Infor*, 2007, 12: 63-64.
- [8] Toung TP, Bouman BAM, Mortimer M. More rice, less water-integrated approaches for increasing water productivity in irrigated rice-based systems in Asia. *Plant Prod Sci*, 2005, 8: 231-241.
- [9] Won J G, Choi J S, Lee S P, Son S H, Chung S O. Water saving by shallow intermittent irrigation and growth of rice. *Plant Prod Sci*, 2005, 8: 487-492.
- [10] Yang C, Yang L, Yang Y, Ouyang Z. Rice root growth and nutrient uptake as influenced by organic manure in continuously and alternately flooded paddy soils. *Agric Water Manag*, 2004, 70: 67-81.
- [11] Kukal S S, Aggarwal G C. Pudding depth and intensity effects in rice-wheat system on a sandy loam soil, II Water use and crop performance. *Soil Till Res*, 2003, 74: 37-45.
- [12] Bouman BAM, Fen Lg, Tuong TP, Lu L, Wang H, Feng Y. Exploring options to grow rice using less water in nitrogen China using a modeling approach: II. Quantifying yield, water balance components, and water productivity. *Agric Water Manag*, 2007, 88: 23-33.
- [13] Mishra H S, Rathore T R, Pant R C. Effect of intermittent irrigation on groundwater table contribution, irrigation requirement and yield of rice in Mullions of Tarai region. *Agric Water Manag*, 1990, 18: 231-241.
- [14] Tabbal D F, Bouman B A M, Bhuiyan S I, Sibayan E B, Sattar MA. On-farm strategies for reducing water input in irrigated rice: case studies in the Philippines. *Agric Water Manag*, 2002, 56: 93-112.
- [15] 陈新红, 徐国伟, 孙华山, 王志琴, 杨建昌. 结实期土壤水分与氮素营养对水稻产量与品质的影响. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2003, 24(3): 37-41.
- Chen X H, Xu G W, Sun H S, Wang Z Q, Yang J C. Effects of soil moisture and nitrogen nutrition during grain filling on the grain yield and quality of rice. *J Yangzhou Univ: Agric Life Sci Ed*, 2003, 24(3): 37-41.
- [16] 胡继超, 姜东, 曹卫星, 罗卫红. 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.
- Hu J C, Jiang D, Cao W X, Luo W H. Effect of short-term drought on leaf water potential photosynthesis and dry matter partitioning in paddy rice. *Chin J Appl Ecol*, 2004, 15(1): 63-67.
- [17] 章骏德, 刘国屏, 施永宁. 植物生理实验法. 南昌: 江西人民出版社, 1982, 52-57.
- Zhang J D, Liu G P, Shi Y N. Experimental plant physiology. Nanchang: Jiangxi People's Publishing House, 1981, 153: 561-571.
- [18] 陈远平, 杨文钰. 卵叶非休眠芽中 GA<sub>3</sub>、IAA、ABA 和 ZT 的高效液相色谱法测定. 四川农业大学学报, 2005, 23(4): 60-68.
- Chen Y P, Yang W Y. Determination of GA<sub>3</sub>, IAA, ABA, and ZT in dormant buds of allium ovalifolium by HPLC. *J Sichuan Agric Univ*, 2005, 23(4): 60-68.
- [19] Weiler E W, Jordan P S, Conrad W. Levels of indole-3-acetic acid in intact and decapitated as determined by a specific and highly sensitive solid-phase enzyme immay. *Planta*, 1981, 153: 561-571.
- [20] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, Zhu Q S, Liu L J. Activities of enzymes involved in sucrose-to-starch metabolism in rice grains subjected to water stress during filling. *Field Crops Res*, 2003, 81: 69-81.
- [21] Yang J C, Zhang J H, Liu L J, Wang Z Q, Zhu Q S. Carbon remobilization and grain filling in japonica/indica hybrid rice subjected to postanthesis water deficits. *Agro J*, 2002, 94: 102-109.
- [22] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, Liu L J, Zhu Q S. Postanthesis water deficits enhance grain filling in two-line hybrid rice. *Crop Sci*, 2003, 43(6): 2099-2108.

- [23] Belder P, Bouman B A M, Cabangon R, Guoan L, Quilang E J P, Li Y, Spiertz J H J, Tuong T P. Effect of water-saving irrigation on rice yield and water use in typical lowland conditions in Asia. *Agric Water Manag*, 2004, 65: 193-210.
- [24] Ramasamy S, Berge H, Purushothaman S. Yield formation in rice in response to drainage and nitrogen application. *Field Crops Res*, 1997, 51: 65-82.
- [25] Chu G, Chen T, Wang Z, Yang J, Zhang J. Morphological and physiological traits of roots and their relationships with water productivity in water-saving and drought-resistant rice. *Field Crops Res*, 2014, 162: 108-119.
- [26] Li H, Liu L, Wang Z, Yang J, Zhang J. Agronomic and physiological performance of high-yielding wheat and rice in the lower reaches of Yangtze River of China. *Field Crops Res*, 2012, 133: 119-129.
- [27] Yao F, Huang J, Cui K, Nie L, Xiang J, Liu X, Wu W, Chen M, Peng S. Agronomic performance of high-yielding rice variety grown under alternate wetting and drying irrigation. *Field Crops Res*, 2012, 126: 16-22.
- [28] Stoop W A, Uphoff N, Kassam A. A review of agricultural research issues raised by the system of rice intensification (SRI) from Madagascar: opportunities for improving farming system for resource-poor farmers. *Agric Sys*, 2002, 71: 249-274.
- [29] Yang J, Zhang J, Wang Z, Zhu Q, Wang W. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling. *Plant Physiol*, 2001, 127: 315-323.
- [30] Wopereis M C S, Kropff M J, Maligaya A R, Tuong T P. Drought-stress responses of two lowland rice cultivars to soil water status. *Field Crops Res*, 1996, 46: 21-39.
- [31] Lu J, Ookawa T, Hirasawa T. The effects of irrigation regimes on the water use, dry matter production and physiological responses of paddy rice. *Plant Soil*, 2000, 223: 207-216.
- [32] Cheng C Y, Lur H S. Ethylene may be involved in abortion of the maize caryopsis. *Physiol Plant*, 1996, 98: 245-252.
- [33] Apelbaum A, Yang S F. Biosynthesis of stress-ethylene induced by water deficit. *Plant Physiol*, 1981, 68: 594-596.