

根际促生细菌对干旱胁迫下水稻生理特性的影响

陈苏¹ 谢建坤¹ 黄文新² 陈登云³ 彭晓剑⁴ 付学琴^{1,*}

(¹江西师范大学 生命科学院, 南昌 330022; ²江西省农业厅, 南昌 330046; ³高安市农业局, 江西 高安 330800; ⁴安义县农业局, 江西 安义 330500;

*通讯联系人, E-mail: 1203826333@qq.com)

Effects of Plant Growth-promoting Rhizobacteria(PGPR) on Physiological Characteristics of Rice Under Drought Stress

CHEN Su¹, XIE Jiankun¹, HUANG Wenxin², CHEN Dengyun³, PENG Xiaojian⁴, FU Xueqin^{1,*}

(¹College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China; ²Department of Agriculture of Jiangxi Province, Nanchang 330046, China;

³GAO'an Agricultural Bureau, GAO'an 330800, China; ⁴AN'yi Agricultural Bureau, AN'yi 330500, China; *Corresponding author, E-mail:

1203826333@qq.com)

Abstract: 【Objective】This study aims to reveal the effects of plant growth-promoting rhizobacteria *Bacillus cereus* F06 on physiological characteristics of the rice Shanyou 63 under different drought stress treatments(light, moderate, severe and a control). 【Method】The combined effects of F06 inoculation and various levels of drought stress on the photosynthetic characteristics, chlorophyll fluorescence parameters, cytokinin and abscisic acid(ABA) concentrations, relative water content, and relative electrolyte leakage were studied in a pot experiment. 【Result】The results showed that P_n and g_s decreased with increasing drought stress. However, F06 inoculation significantly slowed down the decrease of P_n and g_s under drought stress compared with non-inoculation(NP) treatment, P_n and g_s increased by 7.67%, 12.97%, 18.14% and 11.51%, 16.63% and 17.07%, respectively. With the intensifying drought stress, it followed an increasing trend. F06 inoculation inhibited the decrease of F_v/F_m and q_p and the increase of F_o , NPQ and improved the light conversion efficiency of rice leaves significantly under drought stress. Under the drought stress, *B.cereus* F06 inoculation could reduce the change amplitude of leaf water potential, relative water content and relative conductivity. However, F06 inoculation could not reverse the decrease trend of leaf water potential, relative water content and relative conductivity. F06 inoculation also significantly depressed the pigment decomposition or reduction. Although no significant increase was observed under well-watered conditions, drought significantly reduced the cytokinin(CTK) content in leaves and roots of rice, and increased ABA content in leaves, but F06 inoculation significantly increased the cytokinin content of drought-stressed leaves and roots Shanyou 63. 【Conclusion】In conclusion, inoculation of PGPR could reduce the decomposition or loss of photosynthetic pigments and improve the photosynthetic rate, showing real potential for practical use in arid environments as a drought stress inhibitor.

Key Words: drought stress; rice; plant growth-promoting rhizobacteria(PGPR); physiological characteristics

摘 要: 【目的】本研究旨在探究植物根际促生菌蜡状芽孢杆菌 F06 菌株对不同干旱胁迫下水稻汕优 63 生理特性的影响。【方法】在盆栽试验条件下, 以水稻汕优 63 为种植材料, 研究了轻度(LD)、中度(MD)、重度(SD)3 个干旱强度下接种蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*)F06 对水稻生理特征的影响。【结果】与正常水分管理相比, 干旱胁迫(DS)下水稻叶片光合速率(P_n)和气孔导度(g_s)逐渐降低; 而干旱胁迫下接种 F06 可显著减缓 P_n 和 g_s 下降, 与不接种(NP)处理相比, P_n 和 g_s 分别增加 7.67%、12.97%、18.14%和 11.51%、16.63%、17.07%, 且呈现出随着干旱胁迫程度的提高, 增幅增大的趋势。干旱胁迫下水稻叶片初始荧光(F_o)、非荧光淬灭系数(NPQ)显著上升, 最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学猝灭系数(q_p)显著下降; 而干旱胁迫下接种 F06 可显著抑制 F_o 、NPQ 升高和 F_v/F_m 、 q_p 降低, 明显改善水稻叶片光能转换效率。干旱胁迫下接种 F06 虽然不能改变叶片水势、相对含水量和相对电导率的变化趋势, 但可以有效降低其变幅。正常水分处理下接种 F06 虽然没有增加光合色素含量, 但干旱环境下显著抑制了光合色素的分解或降低。干旱显著降低了水稻叶片和根系细胞分裂素(CTK)含量, 增加了叶片中脱落酸(ABA)的含量; 在干旱胁迫下, 接种 F06 可显著提高叶片和根系中 CTK 的含量。【结论】由此可见, 干旱生境下接种 F06, 可调节植物体内的激素含量, 减少干旱胁迫下光合色素的分解或流失, 提高光合速率, 增强水稻在干旱环境中的适应能力。

关键词: 干旱胁迫; 水稻; 根际促生细菌; 生理特性

中图分类号: Q945.78; S511.01

文献标志码: A

文章编号: 1001-7216(2018)05-0485-08

收稿日期: 2017-10-10; 修改稿收到日期: 2017-12-15。

基金项目: 江西省自然科学基金资助项目(20161BAB204176)。

水稻是世界上主要的粮食作物之一,也是耗水量最多的作物,其总产量约占粮食作物总产量的30%,用水占农业用水的70%。然而,随着全球气候的变化,水资源短缺已成为水稻生产主要限制因子之一,干旱往往导致水稻严重减产,甚至颗粒无收,同时还会导致稻米品质下降,影响水稻生产效益。因此,如何采取相应措施减少或避免干旱对水稻生长的影响,是当前急需解决的问题之一^[1-2]。

植物根际促生细菌(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)是指一类存活在土壤或定殖于植物茎叶、根际、根表或根内,可促进植物生长、防治病害、增加作物产量的有益菌群^[3]。国内外对PGPR开展了许多研究,主要集中在促进植物生长、活化土壤养分、减少化肥施用、提高植物诱导系统抗性等方面^[4-5]。近年来,随着全球干旱程度不断加重,通过接种PGPR来提高植物在干旱环境中的适应能力,已经成为国内外PGPR研究热点。已有研究表明,PGPR产生的ACC脱氨酶,可以降解内源性植物激素乙稀的前体物质ACC,增强西红柿、辣椒和小麦等植物的耐旱能力;PGPR和丛根真菌能增强茼蒿过氧化氢酶的活性,减轻干旱对植物的伤害^[6-8]。PGPR产生的植物激素,尤其是细胞分裂素是促进植物生长的重要机理之一,干旱胁迫通过增加ABA破坏植物激素平衡,由于细胞分裂素和ABA共享同一前体物质,因此内源性细胞分裂素减少会使ABA增多,从而诱导气孔关闭^[9-10]。目前,从根际土壤中筛选植物促生菌,并应用于水稻抗旱性的研究还鲜有报道。本研究以从东乡野生稻根际筛选的抗旱促生菌F06为对象,研究其对干旱胁迫下水稻生理特性的影响,以期为提高水稻在干旱逆境下的适应能力提供新思路 and 科学依据。

1 材料与方法

1.1 根际促生菌的培养

本课题组从东乡野生稻根际土壤中筛选出一株可产生细胞分裂素的根际促生细菌F06,经形态观察、部分生理生化特征测定及16S rRNA基因序列系统发育分析,初步鉴定该菌株为蜡状芽孢杆菌(*Bacillus cereus*)。将F06接入牛肉膏蛋白胨培养基中(牛肉膏0.3%、蛋白胨1%、氯化钠0.5%、琼脂2%、pH 7.0~7.2,质量百分比),于37℃、180 r/min条件下振荡培养60 h。发酵液在6000 r/min条件下离心5 min,润洗菌体3次后调节有效活菌数(2.0×10^8 cfu/mL)制成菌悬液,再将菌悬液稀释100

倍制成接种剂。

1.2 试验设计

2016年5月至7月在江西师范大学生命科学学院实验基地进行水稻盆栽试验(盆高30 cm,直径33 cm)以汕优63为种植材料,每盆装土15 kg,随机区组设计,3次重复。土壤水分设正常水分处理(CK,土壤相对含水量为70%~80%)、轻度干旱(LD,土壤相对含水量为60%~70%)、中度干旱(MD,土壤相对含水量为50%~60%)和重度干旱(SD,土壤相对含水量为35%~45%)4个试验梯度,每个梯度均设接种(F06)和不接种(NP)两个处理。移栽时选取长势一致的秧苗,将秧苗根系放入稀释好的接种剂或蒸馏水中,然后再移栽盆内,每盆定植3株。移栽后5 d(缓苗后)按照自然干旱的方式进行干旱胁迫。每天上午9:00—10:00利用ML2x型(英国DELTA-T)土壤水分仪测量当日土壤含水量,如水分含水量低于试验处理设置的下限,则浇水至处理的上限,使土壤含水量始终保持在干旱设计的范围内。在干旱胁迫15 d后,进行相关生理指标测定。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 叶片光合速率

利用Li-6400便携式光合仪,测定水稻倒2叶净光合速率(P_n)、气孔导度(g_s)、胞间CO₂浓度(C_i)。

1.3.2 叶绿素荧光参数

用Junior-pam 调制叶绿素荧光仪,测定水稻倒2叶的叶绿素荧光指标。在测定前先用锡纸包住待测定叶片,暗适应30 min后测定荧光仪记录光系统II(PS II)的初始荧光(F_0)、最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学淬灭系数(q_p)以及非光化学淬灭系数(NPQ)指标。

1.3.3 叶片水势、相对含水量、相对电导率

采用WP4露点水势仪测定水势;采用重量法测定相对含水量;参考Huang^[11]的方法测定叶片的相对电导率。

1.3.4 叶片光合色素含量测定

采用欧立军等^[12]的方法,取水稻倒2叶0.2 g,用95%的乙醇提取色素,定容至25 mL,用7230G型分光光度计测定665、649、470 nm处的光吸收值,每个样品重复3次,取其平均值。

1.3.5 叶片和根系细胞分裂素(CTK)和脱落酸(ABA)含量测定

应用酶联免疫吸附测定法(ELISA)测定水稻倒2叶和根系中的CTK和ABA含量。所用试剂盒由中国农业大学作物化学控制研究中心提供,使用Thermo Multiskan FC型酶标仪测定。

表 1 不同处理对水稻叶片光合参数的影响

Table 1. Effects of different treatments on photosynthetic parameters of rice leaves.

干旱处理 Drought stress	光合速率		气孔导度		胞间 CO ₂ 浓度	
	Photosynthetic rate/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)		Stomatal conductance/($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)		Inter cellular CO ₂ concentration/($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	
	NP	F06	NP	F06	NP	F06
CK	27.25±1.26 a	28.71±2.84 a	256.69±11.54 a	283.32±12.67 a	227.18±29.89 bc	229.12±14.20 b
LD	25.94±2.02 ab	27.93±1.16 a	234.35±18.90 a	261.33±10.18 a	191.78±16.34 c	216.05±11.32 b
MD	23.06±1.37 b	26.05±3.12 ab	195.17±15.27 b	227.62±23.14 b	235.22±10.71 b	209.38±18.17 c
SD	18.91±1.18 c	22.34±2.41 b	165.28±20.77 c	193.49±15.63 c	268.53±21.44 a	252.68±8.95 a

CK—对照；LD—轻度干旱；MD—中度干旱；SD—重度干旱；同列中数据后不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。下同。

CK, Control; LD, Light drought; MD, Moderate drought; SD, Severe drought; Various lowercase letters mean significant difference at $P<0.05$ level. The same as in tables below.

表 2 不同处理对水稻叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 2. Effect of different treatments on chlorophyll fluorescence parameters of rice leaves.

干旱处理 Drought stress	初始荧光		最大光化学效率		光化学猝灭系数		非光化学猝灭系数	
	PS II original fluorescence(F_o)		Maximum photochemical efficiency(F_v/F_m)		Photochemical quenching Coefficient(q_p)		Non-photochemical quenching Coefficient(NPQ)	
	NP	F06	NP	F06	NP	F06	NP	F06
CK	149.06±9.78 d	150.18±12.62 c	0.89±0.04 a	0.90±0.03 a	0.75±0.04 a	0.75±0.02 a	1.70±0.04 c	1.70±0.06 c
LD	162.19±12.78 c	154.44±19.41 bc	0.80±0.01 ab	0.86±0.02 ab	0.64±0.02 ab	0.63±0.02 b	1.77±0.05 b	1.76±0.05 c
MD	178.34±14.21 b	167.06±10.89 b	0.73±0.02 b	0.79±0.01 b	0.60±0.02 b	0.52±0.03 c	1.80±0.03 b	1.98±0.03 b
SD	192.18±16.74 a	178.03±11.36 a	0.52±0.01 c	0.61±0.02 c	0.51±0.01 c	0.38±0.00 d	2.06±0.07 a	2.24±0.06 a

1.4 数据处理

采用V7.55版DPS和SPSS13.0软件进行方差分析和相关分析。

2 结果与分析

2.1 根际促生细菌对干旱胁迫下对水稻叶片光合特性的影响

从表 1 可以看出，不同程度的干旱胁迫对水稻叶片光合特性产生显著影响。随着干旱胁迫程度的提高，各处理 P_n 和 g_s 呈现下降的趋势，且变化规律基本一致。在重度干旱时，NP 和 F06 处理的 P_n 和 g_s 均最低，与 CK 相比，分别下降 30.61%、35.61% 和 22.19%、31.71% ($P<0.05$)。但无论处于何种水分状态，F06 处理的 P_n 和 g_s 均显著高于 NP 处理；在 3 种不同干旱程度下，F06 处理比 NP 处理的 P_n 分别增加 7.67%、12.97%、18.14%， g_s 分别增加 11.51%、16.63%、17.07%，且呈现出随着干旱胁迫程度的加剧，增幅加大的趋势。 C_i 在不同的胁迫强度下，呈不同变化规律。在正常水分条件下，NP 与 F06 处理的 C_i 差异不显著；NP 处理在轻度干旱下 C_i 最低，而后开始升高，而 F06 处理中度干旱时 C_i 最低，重度干旱时有所升高。

2.2 根际促生细菌对干旱胁迫下水稻叶片叶绿素荧光参数的影响

从表 2 可知，干旱胁迫对水稻的 PS II 产生了显著

影响。随着干旱程度的增加， F_o 呈逐渐上升趋势；在重度干旱时，与正常水份处理相比，NP 和 F06 处理 F_o 分别增加 28.92%、18.54% ($P<0.05$)。在 3 种不同干旱程度下，接种 F06 处理 F_o 比 NP 处理分别降低 4.72%、6.32%、7.36%。这表明水稻在干旱胁迫下发生了光抑制现象，而随着干旱胁迫程度的提高，其 PS II 反应中心结构受到了损害或失活；接种 F06 对光抑制现象有改善作用。与 CK 相比，干旱胁迫后 F_v/F_m 显著降低，且下降幅度随干旱胁迫强度的增加逐渐增大。在重度干旱时，与 CK 相比，NP 处理和接种 F06 处理的 F_v/F_m 分别显著下降 41.57%、32.22% ($P<0.05$)。NP 和 F06 处理间在常规水分下 F_v/F_m 无显著差异；在 3 种不同干旱程度下，接种 F06 处理 F_v/F_m 比 NP 处理分别显著增加 7.50%、8.22%、17.31% ($P<0.05$)。这表明干旱胁迫使水稻叶片光能转换效率下降，能用于光化学反应的光能比例降低；接种 F06 可明显改善水稻叶片光能转换效率。与 CK 相比，干旱胁迫后 q_p 显著降低。在常规水分和轻度干旱胁迫时，NP 处理和接种 F06 处理间的 q_p 差异不显著，但随着干旱胁迫强度的增加，两者之间的差异逐渐达到显著水平。在中度和重度干旱时，接种 F06 处理的 q_p 比 NP 处理的分别显著降低 13.33%、25.49% ($P<0.05$)。与 CK 相比，干旱胁迫后 NPQ 显著增加；且随着干旱胁迫强度的增加， NPQ 逐渐上升。在轻度干旱时，NP 处理和接种 F06 处理间差异不明显；而在中度和重度干旱时，接种 F06 处理的 NPQ 比 NP 处理的分别增加 10.00%、

表 3 不同处理对水稻叶片水势、相对含水量和相对电导率的影响

Table 3. Effect of different treatments on water potential, relative water content and relative electrolyte leakage of rice leaves.

干旱处理 Drought stress	水势 Water potential/MPa		相对含水量 Relative water content/%		相对电导率 Relative electrolyte leakage/%	
	NP	F06	NP	F06	NP	F06
CK	-0.91±0.03 a	-0.91±0.02 a	84.16±3.25 a	84.52±6.27 a	6.83±0.55 c	6.81±0.34 c
LD	-1.02±0.06 b	-0.93±0.05 a	79.52±5.29 b	82.80±4.22 a	7.14±0.35 c	6.92±0.41 c
MD	-1.15±0.06 c	-1.07±0.04 b	70.87±8.09 c	76.33±6.30 b	8.31±0.27 b	7.52±0.17 b
SD	-1.27±0.05 d	-1.16±0.04 c	61.82±5.77 d	67.27±7.06 c	9.45±0.67 a	8.48±0.19 a

表 4 不同处理对水稻叶片光合色素含量的影响

Table 4. Effect of different treatments on photosynthetic pigment contents of rice leaves.

干旱处理 Drought stress	叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content/(mg·g ⁻¹)		叶绿素 b 含量 Chlorophyll b content/(mg·g ⁻¹)		类胡萝卜素含量 Carotenoid content/(mg·g ⁻¹)	
	NP	F06	NP	F06	NP	F06
CK	3.65±0.04 a	3.66±0.14 a	0.86±0.00 a	0.87±0.02 a	1.22±0.02 a	1.21±0.03 a
LD	3.61±0.05 a	3.52±0.06 a	0.85±0.03 a	0.86±0.03 a	1.17±0.01 a	1.24±0.02 a
MD	3.55±0.01 a	3.48±0.06 a	0.84±0.01 a	0.84±0.01 a	0.91±0.01 b	1.19±0.02 a
SD	3.08±0.06 b	3.39±0.05 a	0.78±0.01 b	0.82±0.01 a	0.73±0.02 c	0.97±0.01 b

8.73%($P<0.05$)。

2.3 根际促生细菌对干旱胁迫下水稻叶片水势、相对含水量和相对电导率的影响

叶片水势、相对含水量和相对电导率是评价植物受逆境胁迫强度的重要指标。从表 3 可知,随着干旱胁迫程度的加剧,水稻叶片的水势和相对含水量逐渐降低,呈现出相同的变化规律。在轻度干旱时, NP 处理水势和相对含水量即开始显著下降;而接种 F06 处理在中度干旱时,叶片水势和相对含水量才显著下降。在重度干旱时,同 CK 相比, NP 处理的叶片水势和相对含水量分别降低 39.56%、26.54%($P<0.05$),接种 F06 处理分别降低 27.47%、20.41%($P<0.05$);在重度干旱时,接种 F06 处理叶片水势和相对含水量分别比 NP 处理显著提高 8.66%、8.22% ($P<0.05$)。轻度干旱时, 无论是否接种 F06, 叶片相对电导率同对照差异不显著;在重度干旱时,同各自的 CK 相比, NP 处理和接种 F06 处理叶片相对电导率分别增加 38.36%和 24.52%($P<0.05$);在中度和重度干旱时,接种 F06 处理叶片相对电导率分别比 NP 处理显著降低 10.35%和 9.51%($P<0.05$)。以上分析可知,干旱生境下接种 F06 虽然不能改变叶片水势、相对含水量和相对电导率的变化趋势,但可以有效降低其变化幅度。

2.4 根际促生细菌对干旱胁迫下水稻叶片光合色素含量的影响

由表 4 可见,接种根际促生细菌与否,随着干旱胁迫强度的加大,光合色素含量均呈降低趋势。在不接种的情况下,叶绿素 a、b 含量在重度干旱胁迫下显著下降,与 CK 相比分别降低 15.62%和 9.30%($P<0.05$),类胡萝卜素含量则在中度干旱胁迫下就显著降

低,与 CK 相比降低 25.41%($P<0.05$)。然而,接种 F06 后,重度干旱胁迫下叶绿素 a、b 含量的降幅与正常水分下接种的无显著差异,类胡萝卜素含量只在重度干旱胁迫下才显著降低,与 CK 相比降低 19.83%($P<0.05$)。在正常水分条件下,接种 F06 对水稻叶片光合色素含量影响差异不显著;但在重度干旱胁迫强度下,接种 F06 处理 3 种光合色素的含量分别比 NP 处理的增加 10.06%、5.13%和 32.88% ($P<0.05$)。以上分析可以得出,虽然正常水分处理下接种 F06 并没有增加光合色素含量,但显著抑制了在严重干旱环境下色素的分解或降低。

2.5 根际促生细菌对干旱胁迫下水稻 CTK 和 ABA 含量的影响

由表 5 可知,随干旱胁迫强度增加,无论是否接种 F06,叶片和根系中的 CTK 含量都逐渐减少。虽然如此,但在 4 种不同水分处理中,接种 F06 处理比 NP 处理叶片中的 CTK 含量分别增加 47.71%、54.35%、24.43%、26.13%($P<0.05$),根系中的 CTK 含量分别增加 37.65%、42.67%、42.36%、40.41%($P<0.05$)。这表明接种 F06 虽然不能改变 CTK 含量下降的趋势,但接种 F06 可有效降低干旱胁迫引起的 CTK 含量的下降幅度。

随着干旱胁迫强度增加,无论是否接种 F06,叶片中 ABA 含量均逐渐增加;接种 F06 的根系 ABA 含量逐渐下降,而 NP 处理的无明显差异。在正常水分处理条件下,与 NP 处理相比,接种 F06 对叶片中的 ABA 含量影响差异不显著,但根系中 ABA 含量增加 26.76%($P<0.05$)。与 CK 相比,在中度和重度干旱胁迫强度下, NP 处理叶片的 ABA 含量分别增加 11.49%、

表 5 不同处理对水稻细胞分裂素和脱落酸含量的影响

Table 5. Effect of different treatments on cytokinins and abscisic acid concentrations of rice.

干旱处理 Drought stress	细胞分裂素含量 Cytokinin content/(ng·g ⁻¹)				脱落酸含量 Abscisic acid content/(ng·g ⁻¹)			
	叶片 Leaf		根系 Root		叶片 Leaf		根系 Root	
	NP	F06	NP	F06	NP	F06	NP	F06
CK	180.32±24.50 a	266.36±13.56 a	31.34±2.12 a	43.14±2.74 a	423.56±65.56 c	432.49±43.11 c	448.34±32.16 a	568.33±35.17 a
LD	159.02±19.63 b	245.45±12.28 ab	29.93±3.84 ab	42.70±2.91 a	438.05±22.49 c	444.64±38.63 c	440.99±22.98 a	502.33±34.65 ab
MD	123.70±16.32 c	153.92±18.58 b	25.33±1.47 b	36.06±3.09 b	472.24±35.63 b	498.86±51.26 b	443.32±45.23 a	491.03±26.54 b
SD	93.83±10.61 d	118.35±16.07 c	20.76±3.61 c	29.15±1.58 c	526.15±1.58 a	567.27±37.82 a	436.40±31.63 a	423.01±24.29 c

24.22%($P<0.05$), 接种 F06 处理则分别增加 15.33%、31.16%($P<0.05$), 干旱胁迫对接种 F06 处理的 ABA 含量影响较大。

3 讨论

3.1 根际促生菌对干旱胁迫下水稻光合作用的影响

干旱胁迫会严重影响植物生长和代谢, 其中对光合作用的影响尤为突出^[13]。大量研究表明, 影响植物光合作用的因素又分为气孔因素和非气孔因素, 气孔限制使 C_i 降低, 而非气孔限制使 C_i 升高^[14-16]。本研究发现, 在轻度干旱时, 无论是否接种 F06, 其 P_n 较正常水分处理有所降低, 与 g_s 和 C_i 趋势相一致, 说明此时水稻叶片 P_n 的下降主要由于气孔开度限制。然而, 随着干旱胁迫强度的增加, 在中度干旱时, P_n 和 g_s 均进一步下降, NP 处理的 C_i 反而开始显著升高, 表明此时 P_n 的下降原因转为以非气孔开度限制因素为主导作用, 这可能是由于 RuBP 酶活性降低或 PS II 结构的改变或 PS II 受到损伤等因素引起的, 具体原因需进一步探讨。接种 F06 处理的 C_i 在中度干旱时进一步下降, 在重度干旱时才开始显著升高, 表明此时 P_n 的下降原因才转为以非气孔开度限制因素为主导作用。因此, 在干旱环境下接种根际促生菌 F06, 虽然不能改变水稻光合能力下降的趋势, 但可显著减小其下降幅度, 且随着干旱胁迫程度的提高, 接种 F06 作用越显著, 这与刘方春等^[17]研究结论基本一致。同时, 在干旱胁迫下, 气孔的关闭可以阻止叶片水分的过度散失。因此, 在干旱环境下接种根际促生菌 F06, 虽然不能改变叶片水势、相对含水量和相对电导率的变化趋势, 但可降低其变化幅度。

3.2 根际促生菌对干旱胁迫下水稻叶绿素荧光特征的影响

叶绿体在正常情况下吸收的光能主要通过光合电子传递、叶绿素荧光和热耗散 3 种途径来消

耗, 这 3 种途径存在着此消彼长的关系^[12]。本研究发现, 干旱胁迫下 F_o 显著上升, F_v/F_m 显著下降, 这表明光合机构以及细胞膜系统受到了损伤, 光化学效率降低, PS II 反应中心部分关闭, 导致过剩光能的积累和 PS II 反应中心失活, 这与刘海艳等研究结果一致^[18]。本研究还发现, 在干旱胁迫下, 接种 F06 可缓解 P_n 和 g_s 下降, C_i 上升转折点也晚于 NP 处理, 同时缓解 F_o 的增加以及 F_v/F_m 的降低, 说明接种 F06 延缓了干旱胁迫对水稻叶片光合机构的伤害, 这可能是由于细胞分裂素抑制了叶片中叶绿素的流失。因为本研究发现, 干旱环境下接种 F06 提高了叶片细胞分裂素含量, 虽然并没有提高光合色素绝对含量, 但却显著抑制了重度干旱时叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素的分解或降低, 其中对类胡萝卜素的影响最为明显。而前人研究表明, 干旱条件下植物叶片内类胡萝卜素含量的升高有助于缓解氧胁迫对其光系统的伤害, 同时还参与光反应中心中过剩光能的耗散, 保护光合机构^[19-21]。

光化学淬灭 q_p 反映植物光合活性, 非荧光淬灭 NPQ 反映热耗散能力。本研究发现, 在干旱胁迫下, q_p 显著下降, NPQ 显著增加, 这表明干旱胁迫下水稻叶片 PS II 热耗散在增加。在重度干旱胁迫下, NPQ 显著上升, 这可能是由于重度干旱胁迫下光合机构受到了严重损伤导致的。接种 F06 可进一步增加 NPQ , 减少 q_p , 这可能是接种 F06 提高了水稻干旱胁迫下叶片的 PS II 热耗散能力, 这对光合机构是一种保护, 可延缓干旱胁迫对光合机构的损伤; 而刘方春等^[17]研究结果显示, 接种根际促生菌使 NPQ 反而下降, 与本研究结合不一致, 具体原因有待进一步探讨。

3.3 根际促生菌对干旱胁迫下水稻 CTK 和 ABA 的影响

细胞分裂素通过促进乙烯的合成而抑制脱落酸所诱导的气孔关闭, 暗示细胞分裂素可能通过未知的机制调控胁迫反应^[22-23]。细胞分裂素可通过调节气孔开张提高植物光合速率, 叶片中细胞分裂素

含量的大幅降低是干旱导致植物光合速率大幅降低的原因之一^[9,24]。本研究发现,干旱胁迫会导致水稻叶片和根系中的CTK含量大幅降低,而干旱环境下接种F06可显著提高细胞分裂素的含量。究其原因,一方面可能是由于F06本身能分泌不同浓度和种类的CTK,并通过根系运输到地上部植物组织中;另一方面也可能是刺激植物本身产生更高浓度的CTK,具体作用机制还需要进一步研究确定。

近年来很多实验也表明,在土壤水分胁迫条件下,木质部ABA与地上部的生理过程有密切的关系^[25-27]。Heckenberger等^[28]给向日葵叶片饲喂ABA后,发现外源ABA浓度和气孔导度之间存在对数关系。Liang等^[29]报道,根系代谢ABA的能力低可能与其迅速适应不良自然环境的能力有关。当根系受到不良土壤环境的胁迫时,合成ABA能力高和代谢ABA速度低可保证有足够量的ABA输送到地上部,及时地调节地上部生理过程以适应新的环境^[30]。本研究结果也发现,在正常水分条件下,接种F06促使水稻根系的ABA含量显著增加,这可能是PGPR对植物根系生长有一定抑制作用的主要原因。在干旱胁迫下,接种F06处理的根系ABA含量大幅减少,而叶片中ABA含量显著增加,这可能是干旱胁迫下接种F06,增加了根对水的透性或增加离子向木质部的输送,促使根部的ABA随水分运输到叶片中,导致气孔开度减小甚至完全关闭。因此,在干旱生境下接种根际促生菌F06,可通过影响植物体内激素含量来调节气孔运动,从而对植物的干旱适应能力产生一定影响。

综上所述,在干旱胁迫下接种根际促生菌F06,可通过调节植物体内的激素含量,减少干旱胁迫下光合色素的分解或流失,保护光合机构,提高光合速率,增强水稻在干旱环境中的适应能力。根际促生菌F06产生的细胞分裂素,可能是提高植物干旱适应能力的主要机理之一。

参考文献:

- [1] 丁雷,李英瑞,李勇,沈其荣,郭世伟. 梯度干旱胁迫对水稻叶片光合和水分状况的影响. *中国水稻科学*, 2014, 28(1): 65-70.
Ding L, Li Y R, Li Y, Shen Q R, Guo S W. Effects of drought stress on photosynthesis and water status of rice leaves. *Chin J Rice Sci*, 2014, 28(1): 65-70. (in Chinese with English abstract)
- [2] 胡继杰,朱练峰,钟楚,林育炯,张均华,曹小闯,禹盛苗,James A B,金千瑜. 增氧模式对水稻光合特性及产量的影响. *中国水稻科学*, 2017, 31(3): 278-287.
Hu J J, Zhu L F, Zhong C, Lin Y J, Zhang J H, Cao X C, Yu S M, Allen B J, Jin Q Y. Effects of aeration methods on photosynthetic characteristics and yield of rice. *Chin J Rice Sci*, 2017, 31(3): 278-287. (in Chinese with English abstract)
- [3] 康贻军,程洁,梅丽娟,胡健,朴哲,殷士. 植物根际促生菌作用机制研究进展. *应用生态学报*, 2010, 21(1): 232-238.
Kang Y J, Cheng J, Mei L J, Hu J, Piao Z, Yin S. Action mechanisms of plant growth promoting rhizobacterial (PGPR). *Chin J Appl Ecol*, 2010, 21(1): 232-238. (in Chinese with English abstract)
- [4] Abbasi M K, Sharif S, Kazmi M, Sultan T, Aslam M. Isolation of plant growth promoting rhizobacteria from wheat rhizosphere and their effect on improving growth, yield and nutrient uptake of plants. *Plant Biosys*, 2011, 145(1): 159-168.
- [5] Carvalhais L C, Dennis P G, Fedoseyenko D, Hajirezaei M R, Borriess R, von Wirén N V. Root exudation of sugars, amino acids and organic acids by maize as affected by nitrogen, phosphorus, potassium, and iron deficiency. *J Plant Nut Soil Sci*, 2011, 174(1): 3-11.
- [6] Kasim W A, Osman M E, Omar M N, El-Daim I A A, Bejais, Meijer J. Control of drought stress in wheat using plant-growth-promoting bacteria. *J Plant Growth Reg*, 2013, 32(1): 122-130.
- [7] 刘方春,马海林,马丙尧,杜振宇,井大炜,邢尚军. 干旱环境下接种根际促生细菌对核桃苗光合特性的影响. *林业科学*, 2015, 51(7): 84-90.
Liu F C, Ma H L, Ma B Y, Du Z Y, Jing D W, Xing S G. Effect of plant growth-promoting rhizobacteria on photosynthetic characteristics in walnut seedlings under drought stress. *Sci Sil Sin*, 2015, 51(7): 84-90. (in Chinese with English abstract)
- [8] 郭贵华,刘海艳,李刚华,刘明,李岩,王绍华,刘正辉,唐设,丁艳锋. ABA缓解水稻孕穗期干旱胁迫生理特性的分析. *中国农业科学*, 2014, 47(22): 4380-4391.
Guo G H, Liu H Y, Li G H, Liu M, Li Y, Wang S H, Liu Z H, Tang S, Ding Y F. Analysis of physiological characteristics about ABA alleviating rice booting stage drought stress. *Sci Agric Sin*, 2014, 47(22): 4380-4391. (in Chinese with English abstract)
- [9] Arkhipova T N, Prinsen E, Veselov S U, Martinenko E V, Melentiev A I. Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil. *Plant Soil*, 2007, 292: 305-315.
- [10] Kasim W A, Osman M E, Omar M N, El-Daim I A A, Bejai S, Meijer J. Control of drought stress in wheat using plant-growth-promoting bacteria. *J Plant Growth Reg*, 2013, 32(1): 122-130.

- [11] Huang M, Guo Z. Responses of antioxidative system to chilling stress in two rice cultivars differing in sensitivity. *Biol Plant*, 2005, 49(1): 81-84.
- [12] 欧立军, 陈波, 邹学校. 干旱对辣椒光合作用及相关生理特性的影响. *生态学报*, 2012, 32(8): 2612-2619.
Ou L J, Chen B, Zou X X. Effects of drought stress on photosynthesis and associated physiological characters of pepper. *Acta Ecol Sin*, 2012, 32(8): 2612-2619. (in Chinese with English abstract)
- [13] Guerfel M, Baccouri O, Boujnah D, Chaibi W, Zarrouk M. Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Sci Hort*, 2009, 119(3): 257-263.
- [14] Johnson J D, Tognetti R, Paris P. Water relations and gas exchange in poplar and willow under water stress and elevated atmospheric CO₂. *Physiol Plant*, 2002, 115(1): 93-100.
- [15] 邵在胜, 赵轶鹏, 宋琪玲, 贾一磊, 王云霞, 杨连新, 王余龙. 大气 CO₂ 和 O₃ 浓度升高对水稻汕优 63 叶片光合作用的影响. *中国生态农业学报*, 2014, 22(4): 422-429.
Shao Z S, Zhao Y P, Song Q L, Jia Y L, Wang Y X, Yang L X, Wang Y L. Impact of elevated atmospheric carbon dioxide and ozone concentrations on leaf photosynthesis of 'Shanyou 63' hybrid rice. *Chin J Eco-Agric*, 2014, 22(4): 422-429. (in Chinese with English abstract)
- [16] Lichtenthaler H K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods Enzymol*, 1987, 148: 349-382.
- [17] 刘方春, 马海林, 杜振宇, 马丙尧, 井大炜, 邢尚军. 金银花容器苗对于干旱胁迫下接种根际促生细菌的生理响应. *生态学报*, 2015, 35(21): 7003-7010.
Liu F C, Ma H L, Du Z Y, Ma B Y, Jing D W, Xing S G. Physiological responses of *Lonicera japonica* container seedlings to plant growth-promoting rhizobacteria inoculation under drought stress. *Acta Ecol Sin*, 2015, 35(21): 7003-7010. (in Chinese with English abstract)
- [18] 刘海艳, 杨丽洁, 丁艳锋, 李刚华, 王绍华, 刘正辉, 唐设, 刘仁梅, 蒋卫红. NO 对水稻孕穗期干旱胁迫下叶片光合及产量的影响. *南京农业大学学报*, 2017, 40(2): 195-202.
Liu H Y, Yang L J, Ding Y F, Li G G, Wang S H, Liu Z H, Tang S, Liu R M, Jiang W H. Effects of nitric oxide on photosynthesis and yield of rice under drought stress at booting stage. *J Nanjing Agric Univ*, 2017, 40(2): 195-202. (in Chinese with English abstract)
- [19] Bartošková H, Komenda J, Nauš J. Functional changes of photosystem II in the moss *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) induced by different rates of dark desiccation. *J Plant Physiol*, 1999, 154(5): 597-604.
- [20] 张金政, 张起源, 孙国峰, 何卿, 李晓东, 刘洪章. 干旱胁迫及复水对玉簪生长和光合作用的影响. *草业学报*, 2014, 23(1): 167-176.
Zhang J Z, Zhang Q V, Sun G F, He Q, Li X D, Liu H Z. Effects of drought stress and re-watering on growth and photosynthesis of *Hosta*. *Acta Pratacul Sin*, 2014, 23(1): 167-176. (in Chinese with English abstract)
- [21] 赵琴, 潘静, 曹兵, 宋丽华. 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞光合作用的影响. *生态学报*, 2015, 35(18): 6016-6022.
Zhao Q, Pan J, Cao B, Song L H. Effects of elevated temperature and drought stress on photosynthesis of *Lycium barbarum*. *Acta Ecol Sin*, 2015, 35(18): 6016-6022. (in Chinese with English abstract)
- [22] Brugiere N, Jiao S, Hantke S. Cytokinin oxidase gene expression in maize is localized to the vasculature, and is induced by cytokinins, abscisic acid, and abiotic stress. *Plant Physiol*, 2003, 132: 1228-1240.
- [23] 李长宁, Manoj K S, 农倩, 李杨瑞. 水分胁迫下外源 ABA 提高甘蔗抗旱性的作用机制. *作物学报*, 2010, 36(5): 863-870.
Li C N, Manoj K S, Nong Q, Li Y R. Mechanism of tolerance to drought in sugarcane plant enhanced by foliage dressing of abscisic acid under water stress. *Acta Agron Sin*, 2010, 36(5): 863-870. (in Chinese with English abstract)
- [24] Kwak K S, Lijima M, Yamauchi A. Changes with aging of endogenous abscisic acid and zeatin riboside in the root system of rice. *Jpn J Crop Sci*, 1996, 65: 686-692.
- [25] Dodd I C, Davies W J. The relationship between leaf growth and ABA accumulation in the grass leaf elongation zone. *J Exp Bot*, 1996, 45: 1471-1478.
- [26] 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.
Wang W, Zhang F, Li D Q. The effects of exogenous ABA on osmotic adjustment in maize roots under osmotic stress. *Acta Agron Sin*, 2002, 28(1): 121-126. (in Chinese with English abstract)
- [27] 阮英慧, 董守坤, 刘丽君, 孙聪姝, 王立彬, 郭茜茜, 盖志佳. 干旱胁迫下外源脱落酸对大豆花期生理特性的影响. *大豆科学*, 2012, 31(3): 385-389.
Ruan Y H, Dong S K, Liu L J, Sun C S, Wang L B, Guo Q Q, Gai Z J. Effects of exogenous abscisic acid on physiological characteristics in soybean flowering under drought stress. *Soyb Sci*, 2012, 31(3): 385-389. (in Chinese with English abstract)
- [28] Heckenberger U, Schurr U, Schulze E D. Stomatal response to ABA fed into the xylem of intact *Heliarthus annuus*(L) Plant. *J Exp Bot*, 1996, 47: 1405-1412.
- [29] Liang J, Zhang J, Wong M H. How do roots control xylem sap ABA concentration in response to soil drying?

Plant Cell Physiol, 1997, 38: 10-16.

- [30] 周宇飞, 王德权, 陆樟镛, 王娜, 王艺陶, 李丰先, 许文娟, 黄瑞冬. 干旱胁迫对持绿性高粱光合特性和内源激素 ABA、CTK 含量的影响. *中国农业科学*, 2014, 47(4): 655-663.

Zhou Y F, Wang D Q, Lu Z B, Wang N, Wang Y T, Li F

X, Xu W J, Huang R D. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and endogenous hormone ABA and CTK contents in green-stayed sorghum. *Sci Agric Sin*, 2014, 47(4): 655-663. (in Chinese with English abstract)

欢迎订阅 2019 年《作物学报》中、英文版

《作物学报》是中国科学技术协会主管、中国作物学会和中国农业科学院作物科学研究所共同主办、科学出版社出版的有关作物科学的学术期刊。前身可追溯到 1919 年创办的《中华农学会丛刊》。主要刊载农作物遗传育种、耕作栽培、生理生化、种质资源以及与作物生产有关的生物技术、生物数学等学科具基础理论或实践应用性的原始研究论文、专题评述和研究简报等。《作物学报》是我国作物科学研究领域的领衔期刊, 长期以来形成了稳定的学术选题和报道方向, 发表的论文代表了我国作物科学研究的最高水平, 是我国几代农业科技工作者辛勤培育的一块重要学术园地。《作物学报》从 2001 年起连续 16 年被中国科技信息研究所授予“百种中国杰出学术期刊”称号。2013 年和 2015 年被国家新闻出版广电总局评为“百强科技期刊”, 2011 年和 2017 年获“第二届中国出版政府奖期刊奖提名奖”。据北京大学图书馆编著的《中文核心期刊要目总览》(2004、2008、2011 和 2014 年版)登载, 《作物学报》被列在“农学、农作物类核心期刊表”的首位。《作物学报》为月刊, 每期 160 页, 定价 60 元/册, 全年 720 元。可通过全国各地邮局订阅, 刊号: ISSN 0496-3490, CN 11-1809/S, 邮发代号: 82-336。也可向编辑部直接订购。网址: <http://zxwb.chinacrops.org/>; E-mail: zxwb301@caas.cn。

The Crop Journal (《作物学报》英文版)是中国科协主管, 中国作物学会、中国农业科学院作物科学研究所和中国科技出版传媒股份有限公司共同主办的学术期刊。创刊于 2013 年 10 月。主要刊登农作物遗传育种、耕作栽培、生理生化、生态、种质资源以及与农作物有关的生物技术、生物数学、农业气象等领域以第一手资料撰写的研究论文、研究简报以及专题综述等。2016 年被中国科学技术信息研究所评选为“中国科技核心期刊”, 2016 年和 2017 年被中国知网评选为“中国最具国际影响力学术期刊”。目前收录 *The Crop Journal* 的国内、外数据库有: SCI 数据库(2017 年影响因子为 2.658, 在农学和植物学两个学科位于 Q1 区)、Scopus 数据库、DOAJ、美国化学文摘、英国国际农业与生物科学研究中心文摘、英国食品科学与技术文摘、联合国粮农组织的 AGRIS 数据库、中国科学引文数据库(CSCD)、中国知网等。*The Crop Journal* 与 KeAi 合作, 在 ScienceDirect 网络出版平台实现全文开放获取(Open Access)和在线预出版(Online first)。*The Crop Journal* 为双月刊, 每期 100 页, 定价 60 元/册, 全年 360 元。可通过全国各地邮局订阅, 刊号: CN 10-1112/S, ISSN 2095-5421, 2214-5141 (Online), 邮发代号: 80-668。也可向编辑部直接订购。在线出版网址: <https://www.sciencedirect.com/journal/the-crop-journal/>, E-mail: cropjournal@caas.cn

地址: 北京市海淀区中关村南大街 12 号, 中国农业科学院作物科学研究所《作物学报》编辑部(邮编 100081)

电话: 010-82108548; 010-82105793