

不同时期弱光胁迫对晚稻不同耐弱光品种源库特征及叶片保护酶活性的影响

罗亢 曾勇军* 胡启星 陈乐 易艳红 睢峰 黎星

(江西农业大学南方粮油作物协同创新中心/江西省双季稻现代化生产协同创新中心/作物生理生态与遗传育种教育部重点实验室/江西省作物生理生态与遗传育种重点实验室, 南昌 330045; *通讯联系人, E-mail: zengyj2002@163.com)

Effects of Weak Light Stress at Different Stages on Sink-source Characteristics and Protective Enzyme Activities in Leaf of Late Rice Varieties with Different Tolerance

LUO Kang, ZENG Yongjun*, HU Qixing, CHEN Le, YI Yanhong, SUI Feng, LI Xing

(Southern Regional Collaborative Innovation Center for Grain and Oil Crops in China / Collaborative Innovation Center for the Modernization Production of Double Cropping Rice, Jiangxi Agricultural University / Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding, Ministry of Education / Jiangxi Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding, Nanchang 330045, China; *Corresponding author, E-mail: zengyj2002@163.com)

Abstract: 【Objective】The purpose of this study is to clarify the differences in sink-source characteristics and leaf protective enzyme activities of late rice with different tolerance to weak light stress, so as to reveal its tolerance mechanism, and lay a theoretical basis for the selection of new rice varieties with high and stable yield and stress-resistance cultivation. 【Method】In order to reveal the effects of weak light stress at different stages on sink-source characteristics and leaf protective enzyme activities in late rice with different tolerance to weak light stress, two late rice were grown with shading at different stages. 【Result】The results showed that weak light stress at different stage exerted great influence on the growth of late rice. Shading at tillering stage decreased tiller number, grain number per panicle and total spikelet number, as well as leaf area and yield. Shading at panicle initiation stage decreased tiller number, grain number per panicle, total spikelet number, leaf area, seed setting rate and the yield. Shading at filling stage reduced the net assimilation rate of leaf, seed setting rate, 1000-grain weight and yield. Weak light stress had a greater influence on the source of late rice than on the sink. The effects of weak light stress on the yield of late rice were as follows: filling stage > PI stage > tillering stage. 【Conclusion】Under weak light stress, the type with strong tolerance could offset the decline of leaf area by increasing leaf length and width, maintaining relatively optimum leaf nitrogen content, and higher protective enzyme activities such as superoxide dismutase(SOD) and catalase(CAT) and a stabilized peroxide(POD) activity in leaf with slight drops in net assimilation rate, strong “source” ability and less yield reduction rate. The stronger capability of leaf area compensation and nitrogen content maintaining, and higher level of protective enzyme activities in leaf are accountable for higher tolerance to weak light stress for rice.

Key words: weak light stress; yield stability; late rice; sink-source characteristics; leaf protective enzyme

摘 要: 【目的】本研究旨在明确弱光胁迫下不同弱光耐性品种在源库特征及叶片保护酶活性变化方面的差异, 揭示其耐弱光胁迫的机制, 为双季稻高产稳产新品种的选育及抗逆栽培提供理论指导。【方法】以 2 个对弱光胁迫耐性存在显著差异的晚稻品种为材料, 通过设置不同时期的遮光处理, 研究弱光胁迫时期对晚稻不同耐性品种的源库特征及叶片保护酶活性的影响。【结果】结果表明, 不同时期弱光胁迫对晚稻生长有重要影响, 分蘖期弱光胁迫下晚稻分蘖数、每穗粒数及总颖花量减少, 叶面积下降, 产量降低; 幼穗分化期弱光胁迫下晚稻分蘖数和每穗粒数减少, 总颖花量、叶面积、结实率均下降, 产量降低; 灌浆期弱光胁迫下水稻叶片净同化率降低, 结实率和千粒重下降, 产量降低。不同时期弱光胁迫对晚稻产量的影响表现为灌浆期>幼穗分化期>分蘖期。【结论】耐弱光胁迫型品种能通过增加叶片的长宽度减少叶面积的下降, 叶片含氮量保持相对稳定, 叶片中 SOD、CAT 等保护酶活性保持在较高水平, POD 活性保持相对稳定, 叶片净同化率下降幅度小, 在弱光胁迫下实现“强源”, 减产率相对较低。弱光胁迫下具有较强的叶面积补偿能力和适宜氮含量以及较高的保护酶活性是水稻耐弱光胁迫

收稿日期: 2017-12-06; 修改稿收到日期: 2018-07-20。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31360310); 国家重点研发计划资助项目(2017YFD0301605); 江西省水稻产业体系专项(JXARS-02-03); 江西省重点研发计划资助项目(20161ACF60013); 江西省农业科研协同创新专项(JXXTCX2015001-004); 江西省青年科学家项目(20153BCB23015); 江西省教育厅项目(GJJ12233)

的重要机制。

关键词: 弱光胁迫; 晚稻; 耐性; 源库特征; 叶片保护酶

中图分类号: Q745.78; S511.01

文献标志码: A

文章编号: 1001-7216(2018)06-0581-10

光照是水稻生长的重要因子,在调控水稻生长发育和产量形成方面具有重要作用。水稻生产归结底是光能的利用和光合物质的生产^[1]。一般认为,弱光胁迫会导致水稻产量降低^[2-4],且不同时期弱光胁迫对水稻生长的影响存在差异。Barmudoi等^[5]研究发现50%弱光胁迫下水稻生物产量降低幅度达10%~21%。Sridevi等^[6]认为50%弱光胁迫下稻谷减产幅度达12%~35%,同时收获指数也有一定程度的下降。蔡昆争等^[7]、姜楠等^[8]等发现,与分蘖期和幼穗分化期相比,抽穗后弱光胁迫对水稻产量影响最大,但王亚江等^[9]研究发现抽穗前弱光胁迫对超级粳稻产量影响大于抽穗后。弱光胁迫下,水稻单位面积穗数、每穗粒数、结实率和千粒重均受到影响^[6],特别是每穗粒数和结实率受影响更大^[10-13],但不同水稻品种对弱光胁迫的耐性存在很大差异^[14-17]。围绕不同水稻品种的弱光耐性,Wang等^[17]研究发现弱光胁迫下不同耐性水稻品种叶片光合速率的下降幅度不同。刘科等^[18]进一步研究发现水稻叶片光合速率的下降幅度主要与叶片中RUBPCO的活性以及叶片中叶绿素a与b的比值有关。Gommers等^[19]则认为比叶面积增加、叶绿素a与b的比值降低、PS II/PS I值升高以及自身防御机能的增强是水稻耐弱光的重要机制。在此基础上,研究者们先后提出以全生育期干质量及水稻产量^[20]、叶片光合速率^[21]、结实率和千粒重^[22]等作为水稻弱光耐性的评价指标。到目前为止,关于弱光胁迫对水稻生长及产量的影响已基本明确,围绕弱光胁迫下水稻品种的耐性机制也做了许多有益的探索,但这些研究主要集中在水稻的光合过程和生理方面,研究对象也主要以单季稻为主,而从水稻源库特征及叶片保护酶活性变化的角度来探讨水稻弱光胁迫下不同耐性品种的耐性机制的研究则相对较少。

以江西为代表的南方稻区是我国水稻的主产区,在保障国家粮食安全方面起着十分重要的作用,但水稻生长过程中常常遭遇阴雨、寡日照等不利天气,严重影响水稻产量。本研究以2个对弱光胁迫耐性存在显著差异的晚稻品种为材料,通过不同时期的弱光处理,研究弱光胁迫对双季晚稻源库特征及叶片保护酶活性的影响,以期揭示弱光胁迫的耐性机制打下基础,为双季稻稳产高产型品种

的选育及抗逆栽培提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 供试材料

2013—2014年,以40个早稻品种和37个晚稻品种为材料,以不遮光处理为对照,从移栽返青后开始进行全生育期遮光处理(遮光度约25%),以遮光处理下的产量下降幅度为指标,筛选出2个耐弱光胁迫能力有显著差异的晚稻品种优I 691和淦鑫600作为试验材料,其中优I 691为弱光敏感型品种、淦鑫600为耐弱光品种。

1.2 试验设计

试验于2015—2016年在江西农业大学农业科技示范园水稻田进行(115°49'53"E, 28°46'8"N)。土壤母质为第四纪红黏土,肥力中等。2015年土壤含有机质31.8 g/kg,碱解氮为101.5 mg/kg,速效磷为11.0 mg/kg,速效钾为56.4 mg/kg, pH为5.6; 2016年土壤含有机质27.7 g/kg,碱解氮为107.0 mg/kg,速效磷为12.4 mg/kg,速效钾为80.8 mg/kg, pH为5.5。

采用大田两因子裂区试验,光处理为主区,品种为副区,分别设分蘖期遮光(S_1 ,移栽后5 d至幼穗分化II期遮光,遮光时间25 d)、幼穗分化期遮光(S_2 ,幼穗分化II期至抽穗期遮光,遮光时间28 d)、灌浆期遮光(S_3 ,抽穗期至成熟期遮光,遮光时间30 d)3个光处理,以全生育期不遮光处理为对照(S_0),小区面积为64 m²(16 m×4 m),3次重复。遮光材料为玻璃纤维遮阳网,为了保证冠层温湿度基本一致,遮阳网在离地2 m处张挂。设计遮光率为25%左右,以各时期遮光处理下每日上午9:00、中午12:00以及下午15:00遮阳网上下的平均光照强度变化为指标,测得各遮光处理的实际遮光率平均值为25.28%。

采用湿润育秧移栽方法进行种植,2015和2016年播种时间分别为6月28日和6月25日,株行距为16.67 cm×20.00 cm,每穴单本栽插,秧龄28 d。氮肥(尿素)按180 kg/hm²(以纯氮量计)施用,其中, $m_{基肥}:m_{分蘖肥}:m_{穗肥}$ 为5:2:3;按90 kg/hm²(以P₂O₅计)用量施用钙镁磷肥,全部作基肥施用;按180 kg/hm²(以K₂O计)用量施用氯

表 1 不同时期弱光胁迫对晚稻不同耐弱光品种各主要生育时期叶面积指数(LAI)的影响

Table 1. Effects of weak light stress at different stages on leaf area index(LAI) of late rice with different tolerance to weak light.

品种 Variety	处理 Treatment	幼穗分化期 Panicle initiation		抽穗期 Heading		成熟期 Maturing	
		2015	2016	2015	2016	2015	2016
优 I 691 You I 691	S ₀	3.62 c	2.81 a	4.97 d	5.02 b	3.60 cde	2.80 c
	S ₁	2.76 d	2.24 b	4.05 f	3.69 e	3.33 def	2.23 e
	S ₂	3.58 c	2.83 a	4.52 e	4.39 c	2.91 f	2.53 d
	S ₃	3.61 c	2.82 a	4.99 d	5.02 b	3.87 bc	3.13 b
淦鑫 600 Ganxin 600	S ₀	4.51 a	2.73 a	7.10 a	5.43 a	4.30 ab	3.15 b
	S ₁	4.31 b	2.66 a	6.23 b	4.07 d	4.36 a	2.51 d
	S ₂	4.53 a	2.71 a	6.83 c	5.06 b	3.16 cd	2.53 d
	S ₃	4.55 a	2.75 a	7.14 a	5.46 a	4.36 ab	3.35 a

同一列中，数据后跟不同字母表示差异显著(P<0.05)。S₀—对照；S₁—移栽后 5d 至幼穗分化Ⅱ期遮光，遮光时间 25 d；S₂—幼穗分化Ⅱ期至抽穗期遮光，遮光时间 28 d；S₃—抽穗期至成熟期遮光，遮光时间 30 d。同一列中，不同小写字母表示差异达显著水平。下同。

Values followed by different letters within a column mean significant difference at 0.05 level. S₀, Control; S₁, 25-day shading from five days after transplanting to panicle initiation II; S₂, 28-day shading from panicle initiation to heading; S₃, 30-day shading from heading to maturing. Within a column, data flanked by various lowercase letters mean significant difference at 0.05 level. The same as below.

化钾，其中， $m_{基肥} : m_{分蘖肥}$ 为 7 : 3。其他栽培管理按常规管理方式进行。

1.3 调查与测定方法

1.3.1 分蘖动态及有效穗数调查

水稻移栽后每 5 d 调查一次茎蘖动态，每个处理定点 20 穴，3 次重复；成熟期调查有效穗数，每处理调查 200 穴，3 次重复。

1.3.2 地上部干物质量及叶片性状测定

幼穗分化期(一次枝梗原基分化期，开花前 28 d)、抽穗期(50%植株抽穗扬花)和成熟期每处理按茎蘖平均数取长势均匀一致的水稻植株 5 穴，重复 3 次，剪去根后，分部位放入烘箱内，在 105℃ 下杀青 30 min 后在 80℃ 恒温下烘干样品至恒重，冷却至室温称量，计算地上部干物质量。用小样干重法测定水稻叶面积指数(LAI)，用全自动凯氏定氮仪 Foss 2300 测定水稻叶片氮含量。抽穗期各处理选取 10 个单株分别测定上三叶的长度和宽度。

1.3.3 枝梗与颖花分化及退化调查

于抽穗期每处理取有代表性植株 5 穴，重复 3 次，考查枝梗及颖花分化与退化情况。

1.3.4 考种与测产

成熟期按有效穗数平均数每处理取 5 穴进行考种，重复 3 次，测定理论产量；每处理实割 200 穴进行实际测产，重复 3 次。

1.3.5 保护酶活性测定

于分蘖末期、始穗期和乳熟期上午 8: 00 分别选取水稻植株顶部完全展开的功能叶片，采用苏州科铭生物技术有限公司提供的试剂盒分别测定叶片中 SOD、POD 和 CAT 等酶的活性，以每克鲜质量叶片中的活性单位表示(U/g)。

1.4 数据处理与分析

用 Excel、DPS 等软件进行数据处理分析，其中叶面积及叶片性状、叶片含氮量、抽穗后叶片净同化率、总颖花量及产量为两年数据，枝梗及颖花退化情况、叶片保护酶活性等为 2016 年数据。

净同化率按以下公式进行计算^[23]：

$$NAR = [(InL_2 - InL_1) / (L_2 - L_1)] \times [(W_2 - W_1) / (t_2 - t_1)]$$

其中， L_2 为成熟期叶面积指数， L_1 为抽穗期叶面积指数； W_2 为成熟期 1 m² 干物质量， W_1 为抽穗期 1 m² 干物质量； $t_2 - t_1$ 为抽穗至成熟期的天数。

2 结果与分析

2.1 不同时期弱光胁迫对晚稻不同耐性品种源的影响

2.1.1 对叶面积及叶片性状的影响

表 1 显示，分蘖期弱光胁迫下，晚稻全生育期 LAI 低于或显著低于对照；幼穗分化期弱光胁迫下，抽穗期和成熟期 LAI 显著下降；灌浆期弱光胁迫则对晚稻幼穗分化期和抽穗期 LAI 没有显著影响，但在成熟期 LAI 高于对照，其原因可能与弱光胁迫下叶片贪青有关。不同耐性品种各主要生育时期的 LAI 对不同时期弱光胁迫的反应存在差异，敏感型晚稻品种优 I 691 在弱光胁迫处理后 LAI 下降幅度普遍要大于耐性品种淦鑫 600。

进一步分析弱光胁迫下水稻上三叶叶片长宽度的变化发现(表 2)，分蘖期和分化期弱光胁迫下耐性型晚稻品种倒 1 叶、倒 2 叶、倒 3 叶的叶长以及倒 1 叶的叶宽均显著增加，倒 2 叶、倒 3 叶的叶宽则变化不明显，而敏感型晚稻品种在弱光胁迫下上三叶的叶长及宽虽然也表现为一定的上升，但上升

表 2 不同时期弱光胁迫对晚稻不同耐弱光品种抽穗期上三叶叶片性状的影响

Table 2. Effects of weak light stress at different stages on leaf area index(LAI) of late rice with different tolerance to weak light.

品种 Variety	处理 Treatment	叶长 Leaf length			叶宽 Leaf width		
		倒 1 叶 Flag leaf	倒 2 叶 Second leaf from top	倒 3 叶 Third leaf from top	倒 1 叶 Flag leaf	倒 2 叶 Second leaf from top	倒 3 叶 Third leaf from top
优 I 691 You I 691	S ₀	32.91 b	47.50 b	47.73 d	1.71 c	1.34 b	1.08 b
	S ₁	33.66 b	50.58 a	48.62 cd	1.74 c	1.39 b	1.10 b
	S ₂	33.23 b	47.72 b	48.94 c	1.76 c	1.51 b	1.19 b
	S ₃	32.86 b	48.12 b	47.08 d	1.79 c	1.56 b	1.13 b
淦鑫 600 Ganxin 600	S ₀	34.22 b	47.60 b	54.33 b	1.76 c	1.86 a	1.62 a
	S ₁	36.02 a	50.11 a	56.90 a	2.19 a	1.82 a	1.74 a
	S ₂	35.99 a	49.90 a	57.26 a	1.93 b	1.80 a	1.62 a
	S ₃	34.19 b	46.71 b	54.79 b	1.76 c	1.94 a	1.63 a

表 3 不同时期弱光胁迫对晚稻不同耐弱光品种各主要生育时期叶片氮含量的影响

Table 3. Effects of weak light stress at different stages on the nitrogen content of late rice with different tolerance to weak light.

品种 Variety	处理 Treatment	幼穗分化期 Panicle initiation		抽穗期 Heading		成熟期 Maturing	
		2015	2016	2015	2016	2015	2016
优 I 691 You I 691	S ₀	4.46 a	4.27 a	4.01 b	4.16 b	2.39 b	2.23 b
	S ₁	4.39 a	4.37 a	4.27 a	4.49 a	2.68 a	2.57 a
	S ₂	4.49 a	4.28 a	4.14 ab	4.30 ab	2.49 b	2.55 a
	S ₃	4.29 a	4.16 ab	3.95 b	4.06 b	2.73 a	2.74 a
淦鑫 600 Ganxin 600	S ₀	4.19 ab	3.99 b	3.15 c	3.19 c	2.06 c	2.11 b
	S ₁	4.31 ab	4.09 b	3.46 c	3.43 c	1.98 c	2.13 b
	S ₂	4.03 b	3.93 b	3.35 c	3.37 c	2.05 c	2.22 b
	S ₃	4.35 ab	4.01 b	3.22 c	3.21 c	2.03 c	2.24 b

幅度较小,除了分蘖期弱光胁迫处理下倒 2 叶长度以及幼穗分化期弱光胁迫处理下倒 3 叶长度增加达显著水平外,其余处理叶片长宽度增加均未达显著水平。

2.1.2 对叶片含氮量的影响

表 3 显示,分蘖期弱光胁迫处理下,敏感型晚稻品种优 I 691 抽穗期及成熟期的叶片含氮量显著升高;幼穗分化期(2016)及灌浆期弱光胁迫处理下,成熟期的叶片氮含量升幅总体也达到了显著水平。而耐弱光晚稻品种淦鑫 600 在不同时期弱光胁迫处理下叶片含氮量均没有显著变化,表明弱光品种在弱光胁迫下叶片中的氮含量能保持相对稳定。从表 3 还可以看出,耐弱光晚稻品种各主要生育时期的叶片含氮量总体上低于敏感型晚稻品种。

2.1.3 对抽穗后叶片净同化率的影响

由图 1 可知,抽穗后弱光胁迫对晚稻叶片净同化率影响最大,分蘖期弱光胁迫对其影响最小,弱光胁迫下晚稻抽穗后的叶片净同化率总体表现为随胁迫时期的推后降幅有增大的趋势。分蘖期、幼穗分化期和灌浆期弱光胁迫处理下,优 I 691 和淦

鑫 600 抽穗后叶片净同化率平均下降率分别为 6.16%、30.08%、49.68%和 1.62%、12.47%、38.75%,表明敏感型晚稻品种叶片净同化率受弱光胁迫影响更大。

2.2 不同时期弱光胁迫对不同耐性晚稻品种库的影响

表 4 显示,分蘖期及幼穗分化期弱光胁迫处理下,两种类型晚稻品种的一次枝梗数、二次枝梗数、颖花分花数均显著下降,而颖花退化率则呈上升趋势。其中,以幼穗分化期弱光胁迫对颖花退化数及退化率影响最大,且其差异达显著水平,而抽穗后弱光胁迫对晚稻每穗粒数的影响较小。弱光胁迫处理下,两种类型晚稻品种的枝梗及颖花分化变化特征没有明显规律。

进一步分析各处理晚稻品种的总颖花量变化发现(图 2),不同耐性型晚稻品种的总颖花量对不同时期弱光胁迫的表现基本一致,均以分蘖期以及幼穗分化期受弱光胁迫影响最大,总颖花量均显著下降,敏感型和耐性晚稻品种在分蘖期和幼穗分化期弱光胁迫下总颖花量的降幅平均分别为 22.25%、

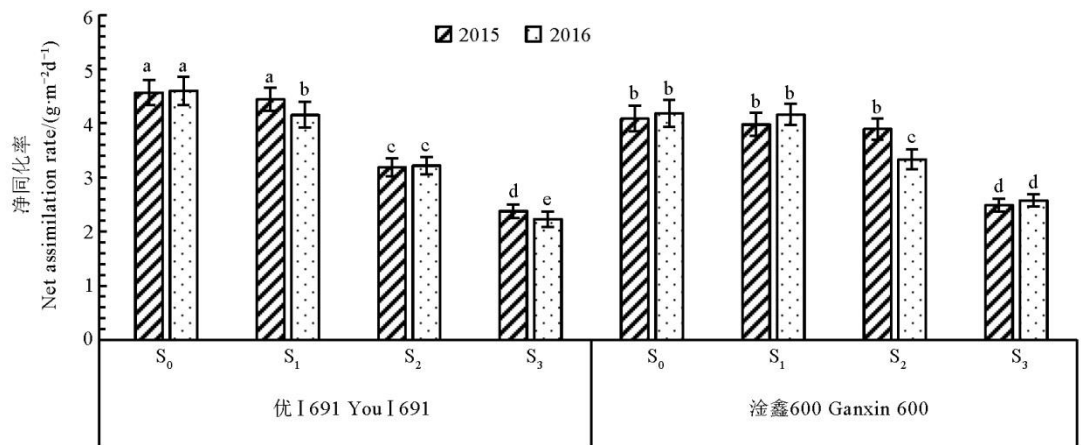


图 1 不同时期弱光胁迫对不同耐弱光晚稻抽穗后叶片净同化率的影响
Fig.1. Effects of weak-light stress at different stages on net assimilation rate of leaf of late rice with different tolerance to weak light.

表 4 不同时期弱光胁迫对不同耐弱光晚稻品种枝梗及颖花分化的影响
Table 4. Effects of weak-light stress at different stages on the initiation and degeneration of branch and spikelet of late rice with different tolerance to weak light.

品种	处理	一次枝梗数	二次枝梗数	颖花分化数	颖花退化数	颖花退化率
Variety	Treatment	Primary rachis branch number	Secondary rachis branch number	Spikelet initiation number	Spikelet degeneration number	Spikelet degradation rate/%
优 I 691 You I 691	S ₀	11.97 b	43.94 b	190.45 c	9.83 e	5.16 c
	S ₁	10.58 cd	39.48 c	172.13 d	9.14 e	5.31 c
	S ₂	10.01 d	37.98 c	166.06 d	31.12 a	18.74 a
	S ₃	11.85 b	43.31 b	188.51 c	10.54 de	5.59 c
淦鑫 600 Ganxin 600	S ₀	13.24 a	52.93 a	230.60 a	14.21 c	6.16 c
	S ₁	11.77 b	45.62 b	198.44 c	9.17 e	4.62 c
	S ₂	10.88 c	45.95 b	197.40 c	19.56 b	9.91 b
	S ₃	12.92 a	52.70 a	220.28 b	12.18 cd	5.53 c

31.92%和 27.12%、24.50%。

2.3 不同时期弱光胁迫对不同耐性晚稻品种叶片保护酶活性的影响

表 5 显示，不同时期弱光胁迫对晚稻不同耐性品种叶片中 SOD 酶活性存在较大影响，但类型之间存在差异。分蘖期弱光胁迫下，敏感型品种分蘖末期、始穗期叶片中的 SOD 酶活性均显著下降，乳熟期与对照无显著差异；而耐性品种分蘖末期和始穗期叶片中的 SOD 酶活性也表现为相似的变化趋势，但差异未达显著水平。幼穗分化期弱光胁迫下，两种类型晚稻品种叶片中的 SOD 酶活性均表现为在始穗期恢复光照后显著升高而到乳熟期表现为下降，但耐性型品种在始穗期升幅高于敏感型品种，而乳熟期降幅低于敏感型品种，即具有保持 SOD 酶活性在较高水平的能力。抽穗后弱光胁迫下两种类型水稻品种叶片中的 SOD 酶活性均没有显

著变化。由此可见，与敏感型品种相比，耐性晚稻品种弱光胁迫下叶片中的 SOD 酶活性具有保持在较高水平的能力，这可能是其更耐弱光胁迫的重要

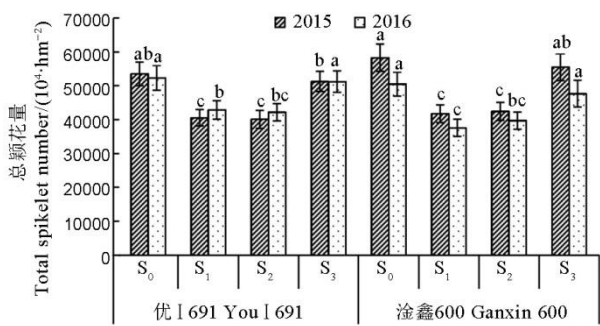


图 2 不同时期弱光胁迫对不同耐弱光晚稻品种总颖花量的影响
Fig.2. Effects of weak-light stress at different stages on total spikelet number of late rice with different tolerance to weak light.

表 5 不同时期弱光胁迫对不同耐弱光晚稻叶片 SOD 活性的影响

Table 5. Effects of weak light stress at different stages on the leaf superoxide dismutase(SOD) activity of late rice with different tolerance to weak light.

品种 Variety	处理 Treatment	SOD/(U g ⁻¹)		
		分蘖末期 Terminal tillering stage	始穗期 Heading stage	乳熟 Milk ripe stage
优 I 691 You I 691	S ₀	1400.49 a	1522.76 d	1191.86 ab
	S ₁	926.15 b	1142.64 e	1241.72 a
	S ₂	1322.23 a	1831.63 b	979.58 cd
	S ₃	1432.94 a	1478.77 d	1180.30 b
淦鑫 600 Ganxin 600	S ₀	1157.02 b	1685.36 c	1100.26 bc
	S ₁	1088.70 b	1490.06 d	1075.65 bc
	S ₂	1099.31 b	2247.45 a	927.14 d
	S ₃	1110.39 b	1710.34 c	1096.84 bc

表 6 不同时期弱光胁迫对不同产耐弱光晚稻叶片 POD 活性的影响

Table 6. Effects of weak-light stress at different stages on the leaf POD activity of late rice with different tolerance to weak light.

品种 Variety	处理 Treatment	POD/(U g ⁻¹)		
		分蘖末期 Terminal tillering stage	始穗期 Heading stage	乳熟 Milk ripe stage
优 I 691 You I 691	S ₀	203.17 a	215.62 ab	312.26 a
	S ₁	160.90 d	213.76 a	264.73 b
	S ₂	200.23 a	232.12 a	222.71 c
	S ₃	213.41 a	210.75 ab	218.63 c
淦鑫 600 Ganxin 600	S ₀	139.55 c	192.99 b	260.79 b
	S ₁	130.29 c	187.90 b	255.04 b
	S ₂	143.64 c	213.03 ab	258.01 b
	S ₃	133.93 c	191.01 b	268.49 b

原因。

表 6 显示,不同耐性晚稻品种叶片中的 POD 酶活性对不同时期弱光胁迫的反应也存在差异。分蘖期弱光胁迫下,敏感型晚稻品种各主要生育时期叶片中的 POD 酶活性均低于对照,其中分蘖末期以及乳熟期差异达显著水平;而耐性晚稻品种各主要生育时期叶片 POD 酶活性均与对照则没有显著差异。幼穗分化期弱光胁迫下,敏感型晚稻品种叶片中的 POD 酶活性表现为先升高后下降,始穗期与对照没有显著差异,但到了乳熟期则显著低于对照;而耐性晚稻品种始穗期以及乳熟期叶片中的 POD 酶活性均与对照没有显著差异。抽穗后弱光胁迫下敏感型晚稻品种叶片中的 POD 酶活性也显著低于对照,而耐性晚稻品种叶片中的 POD 酶活性与对照均没有显著差异。表明弱光胁迫下叶片 POD 酶活性能保持相对稳定也是其耐弱光的重要指标。

表 7 显示,分蘖期弱光胁迫下,敏感型晚稻品种叶片中的 CAT 活性表现为先下降后上升的变化趋势,其中分蘖末期叶片 CAT 活性显著低于对照,始穗期则显著高于对照,乳熟期仍高于对照,但差异未达显著水平;而耐性晚稻品种分蘖末期、始穗期叶片中的 CAT 活性均显著高于对照,至乳熟期与对照无显著差异。幼穗分化期弱光胁迫下,敏感型晚稻品种叶片中的 CAT 活性也表现为先下降后升高,始穗期显著低于对照,至乳熟期则高于对照,但差异未达显著水平;而耐性晚稻品种始穗期和乳熟叶片中的 CAT 酶活性均表现为升高,但差异未达显著水平。与不遮光的对照处理相比,抽穗后弱光胁迫下两个类型晚稻品种叶片中的 CAT 活性均表现为显著升高。由此可见,弱光胁迫下叶片中 CAT 活性能保持较高水平也是耐性品种的重要特征之一。

2.4 不同时期弱光胁迫对不同耐性晚稻产量及产量构成的影响

表 8 显示,两个品种之间的产量以及两品种在不同光照处理下的产量均没有显著差异,但年度间

表 7 不同时期弱光胁迫对不同耐弱光晚稻叶片 CAT 活性的影响

Table 7. Effects of weak light stress at different stages on the leaf CAT activity of late rice with different tolerance to weak light.

品种 Variety	处理 Treatment	CAT/(U g ⁻¹)		
		分蘖末期 Terminal tillering stage	始穗期 Heading stage	乳熟 Milk-ripe stage
优 I 691 You I 691	S ₀	291.78 b	696.24 b	378.17 d
	S ₁	229.23 c	1197.61 a	381.64 d
	S ₂	271.82 b	230.99 d	443.40 d
	S ₃	299.21 b	670.42 b	586.30 c
淦鑫 600 Ganxin 600	S ₀	203.39 c	761.29 b	678.57 b
	S ₁	411.71 a	1238.94 a	682.29 b
	S ₂	222.30 c	816.04 b	699.46 b
	S ₃	219.14 c	755.55 b	783.84 a

表 8 产量在年度间、品种间、处理间的方差分析

Table 8. Analysis of variance (*F*-value) of yield among years, varieties and treatments (*n*=48).

变异来源 Source	自由度 <i>df</i>	平方和 Sum of squares	均方 Mean square	<i>F</i> 值 <i>F</i> value
年度 Year (Y)	1	10.7920	10.7920	208.7810**
品种 Variety (V)	1	1.0621	1.0621	0.2172
处理 Treatment (T)	3	70.4123	23.4708	64.9380**
年度×品种 Y×V	1	4.8900	4.8900	94.6010**
年度×处理 Y×T	3	1.0843	0.3614	6.9922**
品种×处理 V×T	3	2.6132	0.8711	3.1274
年度×品种×处理 Y×V×T	3	0.8356	0.2785	5.3883**

*, **分别表示在 5% 和 1% 水平上差异显著。下同。
*, **represent significant difference at 5% and 1% probability levels, respectively. The same as in tables below.

及处理间存在显著差异。从产量来看(表 9), 不同时期弱光胁迫对晚稻产量有重要影响, 总体表现为分蘖期弱光胁迫影响较小、抽穗后弱光胁迫影响最大, 产量降幅最大。分蘖期弱光胁迫下, 两类型晚稻品种均表现为有效穗数、每穗粒数显著下降, 千粒重也有所下降, 结实率则上升, 产量显著下降; 幼穗分化期弱光胁迫下, 两种类型晚稻品种均表现有效穗数、每穗粒数、结实率和千粒重下降, 产量也显著降低, 但产量降幅表现为敏感型品种大于耐性型品种; 抽穗后弱光胁迫下, 两种类型晚稻品种均表现为结实率和千粒重的显著下降, 产量降幅也表现为敏感型品种大于耐性型品种。

相关分析表明, 两种类型晚稻品种的产量与结实率和千粒重关系最为密切。两年试验中优 I 691 产量与结实率的相关系数分别为 0.7633、0.8236, 与千粒重的相关系数分别为 0.6996、0.9631*; 两年试验中淦鑫 600、优 I 691 产量与结实率的相关系数分别为 0.7289、0.7252, 与千粒重的相关系数分别为 0.9185、0.4364。

3 讨论

弱光胁迫对水稻形态及生长有较大影响。弱光胁迫下, 水稻普遍表现为株高增加^[24]、分蘖数减少^[25]、叶片的长度和宽度有所增加、叶片变薄^[26]。而关于弱光胁迫下水稻 LAI 的变化, 蔡昆争等^[7]认为, 45% 弱光条件下插秧至幼穗分化期遮荫处理的 LAI 在整个生育时期都显著低于中后期遮荫处理, 幼穗分化期遮荫后 LAI 比对照上升, 而其他生育时期遮荫处理对 LAI 影响不大; 而杨东等^[27]指出, 在拔节期~始穗期 55% 弱光胁迫下, 水稻 LAI 表现为明显下降。造成这种差异的原因可能与弱光时期和弱光程度不同有关^[28]。本研究中, 分蘖期和幼穗分化期 25% 弱光胁迫处理下两个晚稻品种的 LAI 均低于对照处理, 但敏感型品种的降幅要大于耐性型品种, 其原因主要是耐性型品种在弱光胁迫下具有更强的 LAI 补偿能力, 能通过上部叶片长度和宽度的增加来补偿由茎蘖数的降低而导致的 LAI 下降, 维持相对较大的光合面积。由此可见, 弱光胁迫下具

表 9 不同生育期弱光胁迫对不同耐弱光晚稻产量及其构成因素的影响

Table 9. Effects of weak-light stress at different stages on the yield and yield components of late rice with different tolerance to weak light.

年度 Year	品种 Variety	处理 Treatment	有效穗数 Productive Panicle number/($\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$)	每穗粒数 Grain number per panicle	结实率 Seed-setting rate/%	千粒重 1000-grain weight/g	产量 Yield /(t hm^{-2})	减产率 Yield reduction rate/%
2015	优 I 691 You I 691	S ₀	301.67 b	177.34 cd	79.48 g	26.28 b	9.78 c	-
		S ₁	269.67 f	150.19 f	84.36 de	25.59 c	8.75 d	10.53
		S ₂	282.33 de	142.00 gh	77.95 g	24.73 de	7.59 e	22.39
		S ₃	298.67 b	171.55 de	55.55 j	25.48 c	6.72 fg	31.29
	淦鑫 600 Ganxin 600	S ₀	275.67 ef	211.37 a	80.39 fg	27.32 a	10.62 b	-
		S ₁	232.67 h	179.30 cd	85.02 cde	26.72 ab	9.41 c	11.39
		S ₂	251.33 g	168.77 e	78.32 g	26.27 b	8.68 d	18.27
		S ₃	270.67 f	205.06 ab	60.16 i	26.40 b	7.89 e	25.71
	优 I 691 You I 691	S ₀	289.59 a	180.62 bc	78.86 b	25.78 b	10.00 a	-
		S ₁	259.18 c	165.39 d	83.70 a	25.86 b	9.01 b	9.90
		S ₂	268.44 b	157.09 d	73.56 c	24.21 c	6.64 e	33.60
		S ₃	288.31 a	177.55 c	58.42 e	23.38 d	5.95 f	40.50
2016	淦鑫 600 Ganxin 600	S ₀	229.83 d	219.70 a	73.92 c	26.07 ab	9.20 b	-
		S ₁	196.97 f	190.58 b	77.97 b	26.83 a	7.71 c	16.20
		S ₂	210.54 e	188.57 bc	68.83 d	26.04 ab	7.03 d	23.59
		S ₃	225.98 d	210.81 a	60.63 e	25.45 b	6.29 ef	31.63

有较强的叶面积补偿能力是水稻耐弱光胁迫的原因之一。

弱光胁迫对水稻生理生化也有重要影响。弱光胁迫会导致水稻叶片净光合速率的下降^[29]，但品种间的表现存在差异^[17]。杨世民^[25]认为耐弱光型水稻品种可通过合成叶绿素和类胡萝卜素，降低叶绿素 a/b 比值等生理变化，增强其对弱光的适应能力；李霞等^[28]研究发现，耐弱光型水稻品种遮荫处理后叶片的荧光参数降幅较小。而本研究发现，弱光胁迫下，与敏感型品种相比，耐性型品种具有较强的叶片氮含量保持能力，能维持较适宜的叶片含氮量，抽穗后能保持相对较高的净光合速率，促进其光合生产。同时，本研究还发现，不同时期弱光胁迫下不同耐性晚稻品种的反应存在较大差异，耐性型晚稻品种叶片中的 SOD、POD、CAT 等保护酶活性能保持在较高水平，保证光合过程的顺利进行，这与姜楠^[30]、刘利等^[31]以及朱萍等^[32]等的研究结论基本一致。由此可见，弱光胁迫下能维持较适宜的叶片含氮量以及较高的 SOD、POD、CAT 等保护酶活性也是水稻耐弱光胁迫的原因之一。

不同弱光胁迫时期对水稻产量及构成因子的影响存在差异。本研究表明，弱光胁迫时期对两种类型晚稻品种的产量影响均表现为灌浆期>幼穗分化期>分蘖期，这与前人研究结果基本一致^[7-8]。而关于不同弱光胁迫时期对水稻产量构成因子的影响，姜楠等^[8]以粳稻品种为材料研究后认为分蘖期和拔节期弱光胁迫主要影响每穗粒数，对有效穗数影响不大，抽穗后弱光主要影响结实率和千粒重；

而蔡昆争^[7]、杨东等^[24]分别以粳籼杂交稻和单季籼稻为材料研究后认为分蘖期弱光主要影响有效穗数，幼穗分化期主要影响每穗粒数和千粒重，抽穗后弱光主要影响结实率和千粒重。而本研究则表明，分蘖期幼穗分化期弱光胁迫下有效穗数和每穗粒数均显著下降，进而导致总颖花量的显著下降，且两个时期弱光胁迫下总颖花量的降幅基本一致；而抽穗后弱光胁迫下则表现为结实率和千粒重的显著下降，这与前人研究的结果有一定差异。出现这种差异的原因可能与双季稻的生育期和穗粒结构有关。与单季稻和粳稻相比，双季籼稻生育期相对较短，分蘖期短，穗型较小，每穗粒数也较少，穗数对于总颖花量的贡献大于穗稻和单季稻，而前期弱光胁迫下难以产生足够的分蘖数量，导致总颖花量显著下降；而幼穗分化期弱光胁迫下不仅影响穗分化进程从而影响每穗粒数，而且加速部分小分蘖死亡，导致有效穗数减少，有效穗数和每穗粒数均受到显著影响。从不同时期弱光胁迫对两种耐性品种库的影响来看，并没有明显的差异。

4 结论

不同时期弱光胁迫对江西地区晚稻生长有重要影响，分蘖期弱光胁迫下晚稻分蘖数、每穗粒数及总颖花量减少，叶面积下降，产量降低；幼穗分化期弱光胁迫下晚稻分蘖数和每穗粒数减少，总颖花量、叶面积、结实率均下降，产量降低；灌浆期弱光胁迫下水稻叶片净同化率降低，结实率和千粒

重下降严重, 产量降低。不同时期弱光胁迫对晚稻产量的影响表现为灌浆期>幼穗分化期>分蘖期。耐弱光胁迫型品种能通过增加叶片的长宽度减少叶面积的下降, 叶片含氮量保持相对稳定, 叶片中SOD、CAT 等保护酶活性保持在较高水平, POD活性能保持相对稳定, 叶片净同化率降幅小, 在弱光胁迫下实现“强源”, 减产率相对较低。弱光胁迫下具有较强的叶面积补偿能力和适宜氮含量以及较高的保护酶活性是水稻耐弱光胁迫的重要机制。

参考文献:

- [1] Fageria N K. Mineral Nutrition of Rice. Boca Raton: CRC Press, Taylor and Francis Group.. 2013.
- [2] Obertello M, Krouk G, Katari M S, Runko S J, Coruzzi G M. Modeling the global effect of the basic-leucine zipper transcription factor 1 (bZIP1) on nitrogen and light regulation in *Arabidopsis*. *BMC Sys Biol*, 2010, 4(1): 111-121.
- [3] Gurevitch J, Howard T G, Ashton I W, Leger E A, Howe K M, Woo E, Lerdaun M. Effects of experimental manipulation of light and nutrients on establishment of seedlings of native and invasive woody species in Long Island, NY forests. *Biological Invasions*, 2008, 10(6): 821-831.
- [4] 杜彦修, 季新, 张静, 李俊周, 孙红正, 赵全至. 弱光对水稻生长发育影响研究进展. *中国生态农业学报*, 2013, 21(11): 1307-1317.
Du Y X, Ji X, Zhang J, Li J Z, Sun H Z, Zhao Q Z. Research progress on the impacts of low light intensity on rice growth and development. *Chin J Eco-Agric*, 2013, 21(11): 1307-1317. (in Chinese with English abstract)
- [5] Barmudoi B, Bharali B. Effects of light intensity and quality on physiological changes in winter rice (*Oryza Sativa* L.). *Inter J Environ & Agric Res*, 2016, 2(3): 65-76.
- [6] Sridevi V, Chellamuthu V. Impact of weather on rice – A review. *Inter J Appl Res*, 2015, 1(9): 825-831.
- [7] 蔡昆争, 骆世明. 不同生育期遮光对水稻生长发育和产量形成的影响. *应用生态学*, 1999, 10(2): 193-196.
Cai K Z, Luo S M. Effect of shading on growth, development and yield formation of rice. *Chin J Appl Ecol*, 1999, 10(2): 193-196. (in Chinese with English abstract)
- [8] 姜楠, 马殿荣, 高虹, 吕国依, 程效义, 唐亮, 陈温福. 不同时期遮光对北方粳稻产量和品质的影响. *沈阳农业大学学报*, 2013, 44(4): 385-392.
Jiang N, Ma D R, Gao H, Lü G Y, Cheng X Y, Tang L, Chen W F. Effect of shading at different growth stages on yield and quality of japonica rice in northern China. *J Shenyang Agric Univ*, 2013, 44(4): 385-392. (in Chinese with English abstract)
- [9] 王亚江, 颜希亭, 孟天瑶, 杨大柳, 魏海燕, 张洪程, 戴其根, 霍中洋, 许轲. 抽穗前后遮光对超级粳稻产量形成的影响. *中国稻米*, 2014, 20(5): 18-21.
Wang Y J, Yan X T, Meng T Y, Yang D L, Wei H Y, Zhang H C, Dai Q G, Huo Z Y, Xu K. Effects of shading before and after heading on yield formation of super japonica rice. *China Rice*, 2014, 20(5): 18-21. (in Chinese)
- [10] Janardhan K V, Murty K S, Dash N B. Effect of low light during ripening period on grain yield and translocation of assimilates in rice varieties. *Indian Journal of Plant Physiol*, 1980, 23(2): 163-168.
- [11] 朱萍, 杨世民, 马均, 李树杏, 陈宇. 遮光对杂交水稻组合生育后期光合特性和产量的影响. *作物学报*, 2008, 34(11): 2003-2009.
Zhu P, Yang S M, Ma J, Li S X, Chen Y. Effect of shading on the photosynthetic characteristics and yield at later growth stage of hybrid rice combination. *Acta Agron Sin* 2008, 34(11): 2003-2009. (in Chinese with English abstract)
- [12] Chaturvedi G S, Ingram K T. Growth and yield of lowland rice in response to shade and drainage. *Phil J Crop Sci*, 1989, 14(2): 61-67.
- [13] Liu Q H, Xiu W U, Chen B C, Ma J Q, Gao J. Effects of low light on agronomic and physiological characteristics of rice including grain yield and quality. *Rice Sci*, 2014, 21(5): 243-251.
- [14] Jiao D, Li X. Cultivar differences in photosynthetic tolerance to photooxidation and shading in rice. *Photosynthetica*, 2001, 39(2): 167-175.
- [15] Sopandie D, Chozin M A, Sastrosumarjo S, Juhaeti T. Shading tolerance in upland rice. *Hayati J Biosci*. 2003, 10(2): 71-75.
- [16] Wang L, Deng F, Ren W J. Shading tolerance in rice is related to better light harvesting and use efficiency and grain filling rate during grain filling period. *Field Crops Res*, 2015, 180: 54-62.
- [17] Wang L, Deng F, Lu T Q, Zhao M, Pu S L, Li S X, Ren W J. The relationships between carbon isotope discrimination and photosynthesis and rice yield under shading. *Inter J Plant Prod*, 2016, 10(4): 551-564.
- [18] 刘科, 何爱斌, 江龙彪, 田小海, 张运波. 遮光对超级杂交稻叶片叶绿素含量的影响. *河南农业科学*, 2015, 44(4): 58-61.
Liu K, He A B, Jiang L B, Tian X H, Zhang Y B. Effects of shading on chlorophyll contents of super hybrid rice. *J Henan Agric Sci*, 2015, 44(4): 58-61. (in Chinese)
- [19] Gommers C M M, Visser E J W, Onge K R St, Onge K R S, Voesenek L A C J, Pierik R. Shade tolerance: When

- growing tall is not an option. *Trends Plant Sci*, 2013, 18(2): 65-71.
- [20] Murty K S, Dey S K, Swain P, Baig M J. Low light adapted restorers of different maturity durations for hybrid rice breeding. *Int Rice Res Newsl*, 1992, 17(6): 6-7.
- [21] Zervoudakis G, Salahas G, Kaspiris G, Kontantopoulou E. Influence of light intensity on growth and physiological characteristics of common sage (*Salvia officinalis* L.). *Brazil Arch Biol & Technol*, 2012, 55(1): 89-95.
- [22] 杜彦修, 徐国强, 季新, 张静, 李俊周, 孙红正, 赵全志. 扬花灌浆期抗耐弱光水稻品种评价及筛选. 中国稻米, 2012, 18(6): 35-39.
Du Y X, Xu G Q, Ji X, Zhang J, Li J Z, Sun H Z, Zhao Q Z. Evaluation and screening of rice varieties with low light tolerance at flower filling stage. *China Rice*, 2012, 18(6): 35-39. (in Chinese)
- [23] Radford P J. Growth analysis formulae their use and abuse. *Crop Sci*, 1967, 7(3): 171.
- [24] 杨东, 段留生, 谢华安, 黄庭旭. 不同生育期弱光对超级稻 II 优航 2 号产量及品质的影响. 福建农业学报, 2013, 28(2): 107-112.
Yang D, Duan L S, Xie H An, Huang T X. Effect of light differency during different growth stages on grain yield and quality of super hybrid rice, II Youhang 2. *Fujian J Agric Sci*, 2013, 28(2): 107-112. (in Chinese with English abstract)
- [25] 杨世民. 杂交水稻对生态环境和弱光胁迫的适应性研究. 雅安: 四川农业大学, 2011.
Yang S M. Study on the adaptability of ecological environment and low light stress of hybrid rice. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2011. (in Chinese with English abstract)
- [26] 戈长水, 应武, 陈惠哲, 李全文, 俞祥群. 遮荫对 2 个水稻品种叶片生理生态学特征的影响. 浙江农业科学, 2012(7): 927-931, 935.
Ge C S, Ying W, Chen H Z, Li Q W, Yu X Q. Effects of shading on physiological and ecological characteristics in leaves of two rice varieties. *J Zhejiang Agric Sci*, 2012(7): 927-931, 935. (in Chinese)
- [27] 杨东, 段留生, 谢华安, 李召虎, 黄庭旭. 花前光照亏缺对水稻物质积累及生理特性的影响. 中国生态农业学报, 2011, 19(2): 347-352.
- Yang D, Duan L S, Xie H AN, Li Z H, Huang T X. Effect of pre-flowering light deficiency on biomass accumulation and physiological characteristics of rice. *Chin J Eco-Agric*, 2011, 19(2): 347-352. (in Chinese with English abstract)
- [28] 李霞, 刘友良, 焦德茂. 不同高产水稻品种叶片的荧光参数的日变化和光适应特性的关系. 作物学报, 2002, 28(2): 145-153.
- Li X, Liu Y L, Jiao D M. The relationship between diurnal variation of fluorescence parameters and characteristics of adaptation to light intensity in leaves of different rice varieties with high yield. *Acta Agron Sin*, 2002, 28(2): 145-153. (in Chinese with English abstract)
- [29] 潘圣刚, 闻祥成, 莫钊文, 段美洋, 董浩然, 黄贵兴, 田华, 唐湘如. 施氮量和遮荫对不同基因型水稻产量及一些生理特性的影响. 中国水稻科学, 2015, 29(2): 141-149.
- Pan S G, Wen X C, Mo Z W, Duan M Y, Dong H R, Huang G X, Tian H, Tang X R. Effect of Nitrogen application and shading on yields and some physiological characteristics in different rice genotypes. *Chin J Rice Sci*, 2015, 29(2): 141-149. (in Chinese with English abstract)
- [30] 姜楠. 遮光对北方粳稻产量和品质的形成及其生理机制的研究. 沈阳: 沈阳农业大学, 2013.
- Jiang N. Study on development of yield and quality and its physiological mechanism of japonica rice under shading in northern China. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2013. (in Chinese with English abstract)
- [31] 刘利, 王丽, 邓飞, 黄云, 刘代银, 任万军, 杨文钰. 遮荫对不同杂交稻组合叶片渗透调节物质含量及保护酶活性的影响. 中国水稻科学, 2012, 26(5): 569-575.
- Liu L, Wang L, Deng F, Huang Y, Liu D Y, Ren W J, Yang W Y. Osmotic regulation substance contents and activities of protective enzymes in leaves of different hybrid rice combinations as affected by shading. *Chin J Rice Sci*, 2012, 26(5): 569-575. (in Chinese with English abstract)
- [32] 朱萍. 孕穗期和抽穗开花期弱光胁迫对杂交水稻生理特性的影响. 成都: 四川农业大学, 2009.
- Zhu P. Effects of low light stress on physiological characteristics of hybrid rice at booting stage and flowering stage. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2009. (in Chinese with English abstract)