

灌水方式对杂交水稻衰老及生育后期一些生理活性的影响

马跃芳 陆定志(浙江省农业科学院作物研究所, 杭州310021)

Effect of Irrigation Modes on the Senescence and Physiological Activity in Hybrid Rice after Heading

MA Yuefang, and LU Dingzhi

(Crop Research Institute, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021)

Abstract: The effect of irrigation modes on the senescence of hybrid rice and some physiological activity was studied in the experiment. The results showed that irrigation modes affected obviously the senescence of hybrid rice. By cutting off the water supply at different stages after flowering, plant was subjected to water stress, and the decrease rate of the physiological activity speeded up, then the rate for the accumulation of dry weight in grain slowed down and seed setting percentage reduced, as a result, the output reduced. The earlier stage the water supply was cut off at, the more serious the yield reduced. However, intermittent irrigation, because of delaying the senescence of root, increasing photosynthetic rate, prolonging the duration of the accumulation of dry weight in grain, enhancing seed setting, and raising efficiency of increase production, consequently, the yield respectively increased by 7.4% and 17.7~28.3% compared with long term irrigation and cutting off the water supply earlier than expected. It is possible that irrigation modes control the senescence of the aerial parts by means of promoting the synthesis of some amino acids and restraining the synthesis of other amino acids in roots.

Key words: Hybrid rice; Irrigation mode; Senescence; Amino acid

提要: 对长灌水、间歇灌溉和早断水等灌水方式对杂交水稻衰老和生育后期一些生理活性的影响进行了研究, 以期有助于杂交水稻衰老的调节及最佳灌溉方案的建立。结果表明, 灌水方式明显影响杂交水稻的衰老。早断水使植株开花后不同时期遭受水分胁迫, 不同程度上加速植株生理机能的衰退, 使籽粒干物质积累受阻, 结实率下降而减产。断水的时间越早, 减产越严重。而间歇灌溉由于延缓根系衰老, 增强叶片光合能力, 延长灌浆时间, 提高了结实率, 从而提高增产效率, 其最终产量比长灌水和早断水分别增7.4%和13.7~28.3%。不同供水状况可能通过对根系中某些氨基酸合成的促进和另一些氨基酸合成的抑制而对上部的衰老进行调节。

关键词: 杂交水稻; 灌水方式; 衰老; 氨基酸

杂交水稻生育前中期具有明显的干物质生产优势, 但生育后期常易早衰, 干物质生产优势减退, 秧谷大量出现, 限制了增产潜力的发挥。因此, 杂交水稻的早衰和秕谷问题早已引起了人们的关注, 进行了不少研究。

1981年曹显祖等的系列研究^[1-3]指出,

改善生育后期营养供求关系和适当延长灌浆时间是提高弱势粒结实率从而提高增产效率的重要途径。1988年我们^[4]报道了光合作用下降是叶片衰老的初始事件和产量的限制因子, 认为通过合理施肥提高生育后期叶片含

1989年8月2日收到 Received Aug. 2, 1989

氮水平可提高光合能力，从而达到增产的目的。

以上着眼于提高结实率或防止早衰的各研究中提出的增产技术措施都侧重于改善植株的营养状况。然而，改善“源库”营养供求关系或延长籽粒灌浆时间，在很大程度上受到内外水分条件的制约。同时，杂交水稻本身还具有耗水强度大，高峰期持续时间长、生育后期生理需水强度明显大于常规品种的特性，因而更易遭受水分胁迫的危害。为此，我们在已有试验的基础上，对不同灌水方式对杂交水稻衰老和生育后期一些生理活性的影响进行了试验，以期有助于杂交水稻衰老的调节和防衰体系的建立；并为进一步探索杂交水稻最佳灌溉方案积累一些有用的参考资料。

材料和方法

1. 材料

试验于1984、1985两年在浙江省农科院网室内进行，采用盆栽土培方法。以连晚杂交水稻油优6号为材料。6月10日播种，7月24日移栽。盆钵直径30cm，高31cm。每盆装土17.5kg，插4株，单本插。前中期按常规水浆管理。抽穗开花期开始（9月3日），分别进行长期灌水，即保持土面5cm水层；间歇灌溉，即拔掉盆钵底下的塞子，使每次灌水时，土壤吸足水分后能将多余的水分排去，等上层土壤稍变白时再进行同样的灌水处理，使土壤基本保持在湿润状态；早断水，即分别在开花期，开花后15天和收割前（开花后38天）三个阶段，拔掉盆钵底下的塞子，连续停止水分供应8天后重新复水等三种处理。每处理30只盆钵，共150只盆钵。定期进行若干生理特性测定。

2. 测定方法

1) 伤流强度 按金成忠的方法测定^[5]。

2) 伤流液中游离氨基酸含量 用LKB-4400型氨基酸自动分析仪测定。在预备试验

中对甲硫氨酸等含S氨基酸加0.5%巯基乙酸、硫二甘醇等保护剂进行测定，结果对游离氨基酸来说加不加保护剂结果相似，所以在正式样品测试中没加保护剂。另外，由于标准样品中缺少色氨酸，所以没有分析色氨酸。

3) 剑叶叶绿素含量 按陈福明和陈顺伟的方法测定^[6]。

4) 剑叶气孔传导率 用LI-1600型气孔计测定。

5) 剑叶光合速率 按李德耀和叶济宇的方法测定^[7]。

6) 剑叶ATP含量 按王维光的方法测定^[8]。

7) 穗部干物质积累 当30%左右稻穗抽出时，挂牌标记生长比较一致的稻穗，并开始取样。以后每5天取样一次，每次取12个穗（4个主茎穗，8个分蘖穗）。105℃杀青10分钟后，在80℃下烘至恒重，称出干重。求平均值为穗干重。收获后每处理取10株考种，各生理测定重复3次。

试验结果

(一) 灌水方式对抽穗开花后根系活力的影响

1. 伤流强度

由图1可见，油优6号开花后根系伤流强度逐渐下降。长灌水在抽穗开花后38天已收集不到伤流液。不同时期进行断水处理，伤流强度急剧下降，复水后均有所回升。但早断水的伤流强度始终处于长灌水和间歇灌溉的下方。间歇灌溉的伤流强度又明显高于长灌水。抽穗开花后8、15、23、30天分别比长灌水高11.54%、33.33%、50%和150%。开花后38天间歇灌溉仍保持一定的伤流强度。可见，供水不足直接抑制了根系的生长和活力，而间歇灌溉有利于延缓根系的衰老。

2. 伤流液中游离氨基酸的成分和含量

如图2所示，开花后伤流液中游离氨基

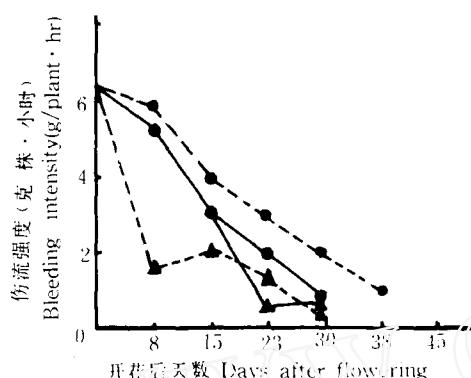


图 1 灌水方式对伤流强度的影响

Fig. 1. Effect of irrigation modes on bleeding intensity

酸的总量明显下降。其中天门冬氨酸(Asp)等15种氨基酸的含量呈下降趋势，而苏氨酸(Thr)，丝氨酸(Ser)，胱氨酸(Cys)，和甘氨酸(Gly)四种氨基酸则逐渐上升。不同灌水方式间，间歇灌溉的氨基酸总量下降速度较慢。如以长灌水作100%，则间歇灌溉的氨基酸总量在开花后30天增13.71%。其中天门冬氨酸、天门冬酰胺(Asn)、谷氨酸(Glu)、谷酰胺(Gln)、丙氨酸(Ala)、缬氨酸(Val)、蛋氨酸(Met)、异亮氨酸(Ile)、亮氨酸(Leu)、酪氨酸(Tyr)、苯丙氨酸(Phe)、组氨酸(His)、赖氨酸

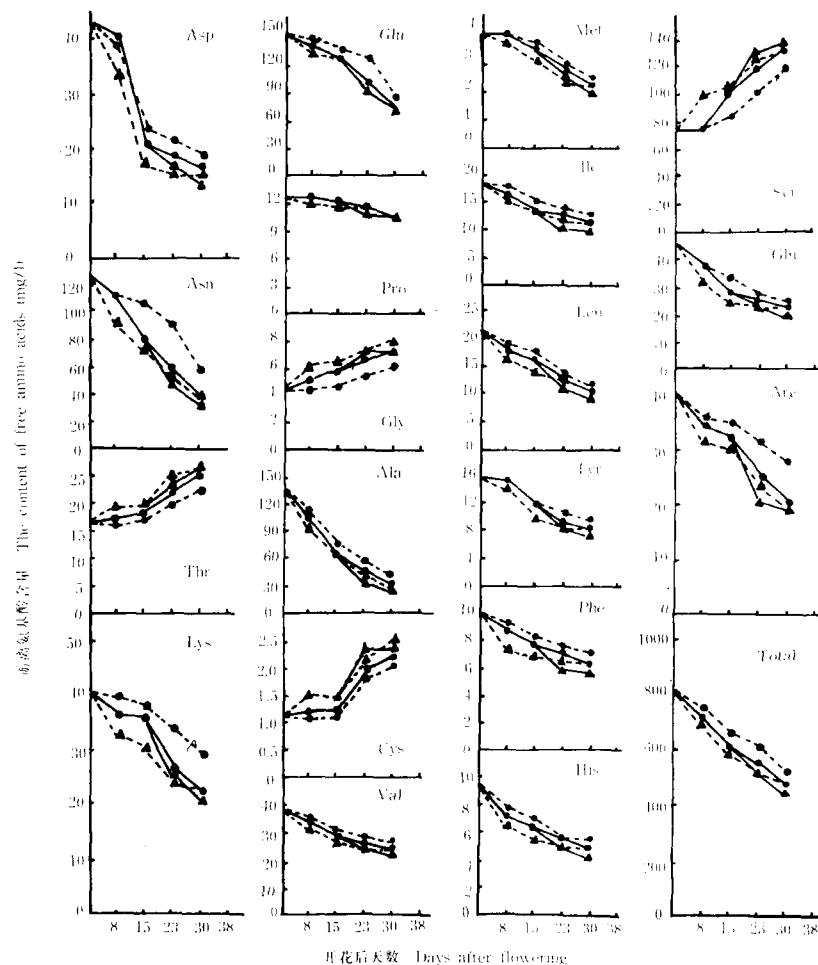


图 2 灌水方式对游离氨基酸组分和含量的影响

Fig. 2. Effect of irrigation modes on the components and contents of free amino acids

- 长灌水 Long-term irrigation (LTI)
- 间歇灌溉 Intermittent irrigation (II)
- △—△ 开花期断水 Cutting off the water supply at anthesis stage (CWA)
- ▲—▲ 开花后15天断水 Cutting off the water supply at the 15th day after flowering (CW15)

(Lys) 和精氨酸 (Arg) 等14种氨基酸分别增12.50%, 51.28%, 16.20%, 32.69%, 21.57%, 8.33%, 4.50%, 11.60%, 14.71%, 16.67%, 11.09%, 5.80%, 32.70%和42.50%。而苏、丝、甘、胱四种氨基酸则分别减少了12.84%, 7.50%, 16.67%, 和9.10%。早断水则相反, 在开花期和开花后15天断水8天后, 氨基酸的总量分别比长灌水减少4.46%和3.50%。这和前述伤流强度的大幅度下降相吻合(图1)。从各种氨基酸成分来看, 断水后天门冬等15种氨基酸含量有不同程度的减少, 而苏、丝、甘、胱四种氨基酸的含量却不同程度地上升。复水后才有所缓和。可见, 不同水分供应状况明显影响根系中氨基酸的合成能力及其代谢途径。

(二) 灌水方式对抽穗开花后叶片光合特性的影响

1. 叶绿素

叶绿素含量在开花后逐渐下降(图3 A)。间歇灌溉有明显延缓叶绿素降解的作用。如开花后8、15、23、30、38和45天剑叶叶绿素含量依次比长灌水高10.47%, 10.60%, 10.87%, 11.11%, 12.69% 和 13.04%。早断水则相反, 不论在开花期, 开花后15天或收割前断水8天后, 叶绿素含量均急剧下降。即使复水后也得不到恢复而继续下降。

2. 气孔传导率

开花后气孔传导率有个逐渐下降的过程(图3 B)。其中开花后15天内下降的速度较慢, 其后加快, 开花后30天又趋缓慢。不同灌水方式间, 间歇灌溉的气孔传导率最高, 长灌水次之, 早断水最低。据观察测定, 不论在开花期, 开花后15天和收割前断水8天后, 气孔都迅速关闭, 但复水后又能得到明显恢复, 其恢复能力则随生育期推迟而减退。

3. 光合速率

从图3 C可见, 开花后光合速率的变化曲线与气孔传导率的变化曲线相平行。也是开花后15天内下降速度缓慢, 此后加快, 并

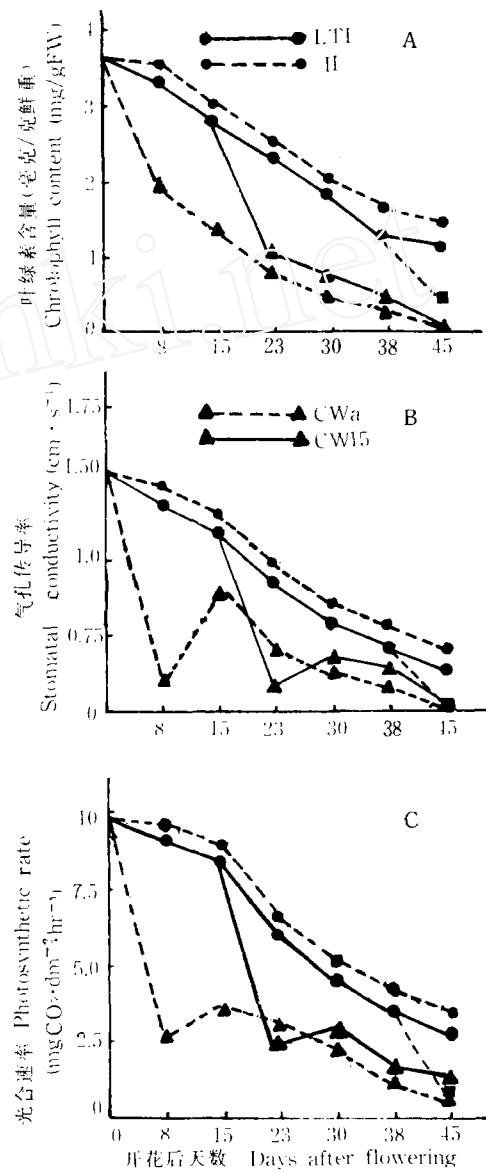


图3 灌水方式对叶绿素含量、气孔传导率、光合速率的影响

Fig. 3. Effect of irrigation modes on chlrophyll content, stomatal conductivity, and photosynthetic rate

■ 收割前断水 Cutting off the water supply before harvest (CW_h)
花后30天又缓慢下降。不同灌水方式间, 间歇灌溉的光合速率始终高于长灌水和早断水。于开花后8、15、23、30、38和45天测定, 其光合速率分别比长灌水高10.54%、10.59%、11.11%、11.25%、12.57% 和 12.73%。不同时期进行断水处理, 光合速率

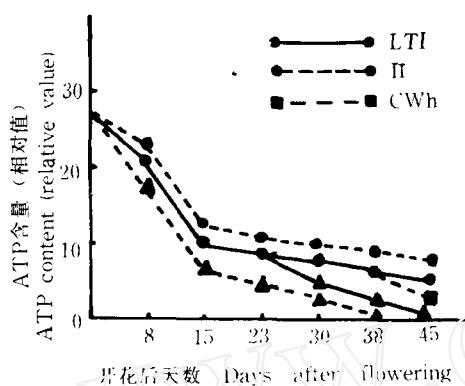


图4 灌水方式对ATP含量的影响

Fig. 4. Effect of irrigation modes on the content of ATP

急剧下降。复水后虽也能有所恢复，但其恢复程度远较气孔传导率为小。这可能是因为光合速率除受气孔开度的制约外，还与其他生理活动有关。

4. ATP含量

ATP含量在抽穗开花后明显下降，开花15天后渐趋平稳(图4)。不同灌水方式间，间歇灌溉的ATP含量始终高于长灌水和早断水。而不同时期受水分胁迫后的处理组ATP含量均下降，但其下降幅度远较其他生理机能为小。复水后也无回升现象。断水组的ATP含量始终处于长灌水和间歇灌溉曲线的下方。

(三) 灌水方式对籽粒干物质积累与产量的影响

光合产物在籽粒中的积累过程呈S曲线

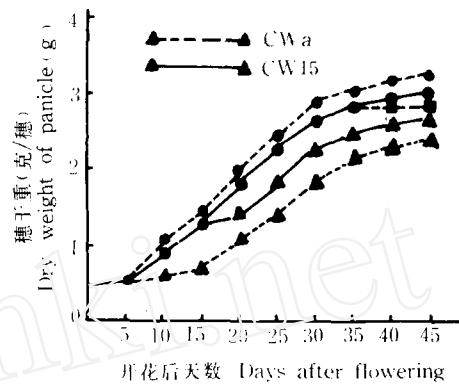


图5 灌水方式对穗干重的影响

Fig. 5. Effect of irrigation modes on dry weight of panicle

(图5)，即前期(0~5天)慢，中期(5~30天)快，后期(30~45天)又慢。不同的灌水方式对籽粒灌浆或干物质积累的影响明显不同。长灌水在开花后35天穗干重增加速度已相当缓慢。而间歇灌溉的穗重增加较快，持续时间较长，在开花后45天时仍有继续上升趋势，致使灌浆成熟期穗干重的明显增加以及结实率和产量的提高，三者依次比长灌水增6.7%、5.1%和7.4% (图5，表1)。不同时期断水显著地减缓了光合产物向籽粒的运输。抽穗开花时断水，由于当时气温很高(日最高温36~37℃)，断水8天后土壤早已干裂，所以对穗重的抑制很大，穗干重几乎立即停止增加，10天后虽有所增加，但干物质积累始终处于曲线的最下方，与长灌水相比，结实率低17.0%，减产16.3%。开花

表1 灌水方式对产量和产量构成因素的影响

Table 1. Effect of irrigation modes on yield and its components

产量构成因素 Yield components	长灌水 (LTI)	间歇灌溉 (II)	开花期断水 (CWA)	开花后15天断水 (CW15)	收割前断水 (CWH)
株高 Plant height (cm)	113	110	109	111	111
穗数 Panicles per plant	13	12	12	12	13
总粒数 Total grains per panicle	1508	1510	1504	1536	1497
实粒数 Filled grains per panicle	1279	1346	1003	1124	1200
结实率 Seed-setting (%)	85.6	90.0	71.9	74.6	80.3
千粒重 1000-grain weight (g)	25.6	26.1	20.1	21.5	24.2
产量 (克/盆) Yield (g/pot)	153.6	165.0	128.6	132.5	147.1

后15天断水，穗增重也明显减慢，结实率相应低12.9%，减产13.7%。收割前一周断水，虽然大部分籽粒都已成熟，但此时水分供应不足，仍然在一定程度上影响灌浆，致使穗干重减少2.9%，结实率降低6.2%，减产4.23%。

讨 论

1. 试验结果表明，杂交水稻生育后期断水过早，会导致根系活力衰退，叶绿素降解，气孔关闭，传导率降低，继而光合速率减慢，ATP生产量减少，从而加速了植株衰老（图1，图3—4）。在我们的实验中还观察到，缺水植株给予再灌水后，根系活力有所回升，气孔传导率明显恢复，而光合速率只有微小的回增。这启示了气孔传导率和光合速率的变化可主要归因于受水分供应制约的气孔开度和与此相关联的光合活性的变化。

Boyer^[10]认为复水后光合作用的恢复只有在植株受到不大于中等缺水情况下才能观察到。Boyer和Bowen^[11]还提出叶绿体放氧和气孔开度均受同等缺水程度的影响。从我们的复水试验中并未发现叶绿素和ATP含量有恢复的迹象。因此，缺水对光合作用的影响不能单独归因于气孔的活动，而可能还与叶绿体结构的伤害或光合磷酸化解偶联有关。但我们可以把气孔活动作为中度缺水的总标志，为制订灌溉方案和决定灌水时机提供一个有用的参数。

2. 从各种生理参数的比较（图1，图3—4）中可以看出，间歇灌溉是杂交水稻出穗后水浆管理的一种较好方式。它有利于植株生育后期根系活力的维持和保证了营养物质（激素、氨基酸等）对地上部的供应，从而防止了叶片早衰，并保证了各种生理机能，特别是光合作用和物质运转的顺利进行。从干物质积累来看（图5），间歇灌溉的促进效应越到后期越明显高于其他两种灌水方式。因为，杂交水稻的弱势粒具有可灌浆时间长

的特点，它的灌浆时间一直可延续到出穗后的36—54天^[3]。间歇灌溉通过水分的合理供应，延长了叶片的光合寿命和籽粒灌浆时间，使杂交水稻可灌浆时间长的特点得到了充分发挥。而在长灌水和早断水的情况下，植株衰老较早，提早减慢或停止籽粒灌浆。从结果可见，即使在收割前一周（开花后38天）断水，仍然在一定程度上影响了粒重的增加。杂交稻“养老稻”的增产原因可能就在于此。不同断水处理中又以开花期断水影响最为严重，因为此时正是强势粒的旺盛增重期。开花后15天断水次之，收割前一周断水影响较小。

3. 供水状况对杂交水稻衰老的影响，根系可能是一个关键的器官。1987年我们^[9]曾提出杂交稻根系在氮素营养和氨基酸合成等方面的优势，可能是导致地上部生理优势的原因之一的看法。关于根系生理研究，金成忠^[14]早在1963年已作过评述，他认为根系维持叶片生长和活力的机理之一，在于它能供应某些特种氨基酸以补充地上部器官（主要是叶片）合成蛋白质原材料的不足。本试验结果（图2）表明，不同灌水方式对根系氨基酸合成的影响有明显差异。间歇灌溉增加了伤流液中天门冬氨酸等15种氨基酸含量，同时削弱了苏、丝、胱、甘4种氨基酸的合成。据报道^[12-14]丝氨酸等是由于掺入了某些蛋白酶活性中心而促进了衰老的。早断水则相反，苏、丝、甘、胱四种氨基酸含量有增加，而天门冬等绝大多数氨基酸的合成则受到抑制。Thimann认为精、赖等氨基酸能与丝氨酸等起拮抗作用而阻止衰老^[14]。可见，不同供水状况，可能通过对根系中某些氨基酸合成的促进和对另一些氨基酸合成的抑制而影响地上部蛋白质（酶）的合成，从而实现了对地上部衰老的调节。其作用机理尚有待进一步研究。

谢辞：中国科学院基金资助课题。万戈江参加氨基酸分析工作，中国水稻所张育新协助气孔传导率测定。

参考文献

- (1) 曹显祖等, 1981. 关于杂交水稻结实率的研究, 江苏农业科学 (1): 1—7
- (2) 朱庆森等, 1981. 杂交水稻“南优3号”籽粒发育动态研究, 中国农业科学 (1): 43—48
- (3) 顾自奋等, 1981. 水稻结实率的研究——稻穗上强弱势粒的干重积累过程和空秕粒的分布, 中国农业科学 (6): 38—43
- (4) 陆定志等, 1988. 杂交水稻抽穗结实期间叶片衰老的生理生化研究, 中国农业科学 21(3): 21—26
- (5) 金成忠、许德威, 1959. 作物根系活力的伤流简易收集法, 植物生理学通讯 (4): 51—53
- (6) 陈福明、陈顺伟, 1984. 混合液法测定叶绿素含量的研究, 林业科学通讯 (2): 4—8
- (7) 李德耀、叶济宇, 1980. 薄膜氧电极的制作及与呼吸与光合控制的测定, 植物生理学通讯 (1): 35—40
- (8) 薛应龙主编, 1985. 植物生理学实验手册, 上海科学技术出版社, 第115—117页
- (9) 陆定志, 1987. 杂交水稻根系生理优势及其与地上部性状的关联研究, 中国水稻科学 1(2): 81—94
- (10) Boyer JS, 1971. Recovery of Photosynthesis in Sunflower after a Period of Low Leaf Water Potential. *Plant Physiol.* 47: 816
- (11) Boyer JS and Bowen BL, 1970. Inhibition of Oxygen Evolution in Chloroplasts Isoiated from Leaves with Low Water Potentials. *Plant Physiol.* 45: 612
- (12) Peterson LW and Huffaker RC, 1975. Loss of RUBP Carboxylase and Increase of Proteolytic Activity in Senescence of Detached Primary Barley Leaves. *Plant Physiol.* 55: 1009—1015
- (13) Shibaoka H and Thimann KV, 1970. Antagonisms between Kinetin and Amino Acids: experiments on the mode of action of cytokinins. *Plant Physiol.* 46: 212—220
- (14) Thimann KV, 1980. Senescence in Plant, CRC Press

· 重要更正 E R R A T U M ·

第4卷第1期, 第35页中表2 Vol. 4, No. 1, Table 2 in page 35

图2, 5; 图3, 6; 图4, 7应为图2-1, 4; 图2-2, 5; 图2-3, 6

Fig. 2, 5; Fig. 3, 6; Fig. 4, 7 are false, the correct number are Fig. 2-1, 4;
Fig. 2-2, 5; Fig. 2-3, 6

第4卷第1期, 第36页中图2 Vol. 4, No. 1, Fig. 2 in page 36

1, 2, 3为正面, 4, 5, 6为侧面

1, 2, 3 indicate front view; 4, 5, 6 indicate side view;

1, 4. 瘤粒野稻 (中国“瘤粒野稻”) Tuberculate wild rice (Chinese verrucose wild rice)

2, 5. 瘤粒野稻 Verrucose wild rice

3, 6. 粒粒野稻 Granulated wild rice