DOI: 10.3724/SP.J.1006.2010.00303

根际增氧模式的水稻形态、生理及产量响应特征

赵 锋^{1,2} 王丹英¹ 徐春梅¹ 张卫建² 李凤博¹ 毛海军³ 章秀福^{1,*}

¹ 中国水稻研究所 / 国家水稻生物学重点实验室, 浙江杭州 310006; ² 南京农业大学应用生态研究所, 江苏南京 210059; ³ 江西农业大学, 江西南昌 330045

摘 要: 地表积水是导致水稻地下部分(根系)缺氧胁迫的主要原因。根际缺氧时, 提高水稻根系通气(增加孔隙度)可能会减少营养物质的吸收面积, 因此, 根系必需在形态和代谢上进行一定的调节, 而这种调节又会影响到作物生长和根际状况。控制灌水(增加土壤和空气的接触时间)是目前常见的一种根际增氧途径, 而化学物质增氧模式还处于试验阶段。为考察不同增氧模式对水稻根际缺氧调控的田间应用效果, 本研究分别于 2007 年和 2008 年, 采用过氧化尿素(T1)、过氧化钙(T2)以及干湿交替灌溉(T3)的根际增氧模式并以长期淹水田块为对照(CK), 监测水稻根系及地上部分形态、生理、光合物质积累及产量形成特征。结果表明, 与 CK 比较, 处理 T1、T2 和 T3 对国稻 1 号和秀水 09 的增产幅度 2007 年分别为 3.1%/11.5%、10.2%/14.9%和 18.9%/16.4%; 2008 年分别为 11.56%/6.57%、8.48%/9.20%和 13.56%/9.39%。使根际增氧的响应大致表现为根系孔隙度下降、齐穗期根体积增大、根系活力提高; 前期分蘖数增加较快, 有效穗多; 叶片叶绿素含量在齐穗后下降较慢, 剑叶 SOD 和 POD 含量较高, MDA 含量较低; 齐穗后叶片光合作用对穗部干物质积累贡献大。不同增氧模式对水稻生长的影响虽然存在一定的差异, 但对土壤淹水导致的根际缺氧胁迫, 均起到一定的缓解作用。

关键词: 水稻; 根际; 增氧模式; 根系; 形态; 生理; 产量

Response of Morphological, Physiological and Yield Characteristics of Rice (*Oryza sativa* L.) to Different Oxygen-Increasing Patterns in Rhizosphere

ZHAO Feng^{1,2}, WANG Dan-Ying¹, XU Chun-Mei¹, ZHANG Wei-Jian², LI Feng-Bo¹, MAO Hai-Jun³, and ZHANG Xiu-Fu^{1,*}

¹ State Key Laboratory of Rice Biology / China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; ² Institute of Applied Ecology, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ³ Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

Abstract: A major constraint resulting from excess water on the surface of the ground for rice is anoxic stress to root system. Characteristics of roots allowing internal aeration may conflict with those for water or nutrient acquisition, thereby, morphological and physiological adjustments are inevitable, and possibly affect plant growth and the rhizosphere conditions. To date, alternate dry/wet irrigation, which can keep sufficient commutative space of gas between air and soil during rice growth period duration, is the main method to alleviate anoxic stress in rice rhizosphere for field cultivation. Besides, other oxygen-increasing patterns, such as aeration by peroxide application, are still at experimental stage. In order to monitor morphological and physiological responses, as well as yield characteristics of rice to the three oxygen-increasing patterns in rhizosphere, two-year field trials (2007–2008) were performed. Three oxygen-increasing patterns were adopted: application of urea peroxide (T1), application of calcium peroxide (T2), and alternate dry/wet irrigation (T3). Continuous submerging condition (no oxygen increased in rhizosphere) was taken as control (CK). The results showed that compared with the control (CK), the yield of Guodao 1 (*indica*) and Xiushui 09 (*japonica*) under the treatments of T1, T2, and T3 were increased by 3.1% and 11.5%, 10.2% and 14.9%, and 18.9% and 16.4% in 2007, respectively; and by 11.56% and 6.57%, 8.48% and 9.20%, and 13.56% and 9.39% in 2008, respectively. In addition, the main effects of oxygen-increasing patterns on rice growth were as follows: (1) Porosity of root system was decreased, but the root volume and the activity of root system were increased. (2) Panicle number was increased due to the rapid development of tillers during tillering stage. (3) Chlorophyll content of leaves decreased more slowly after heading stage, but SOD and POD activities were higher, and MDA concentration was lower in leaves at harvest, so dry matter in panicle after heading that derived from leaf

本研究由国家自然科学基金项目(30571102)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 章秀福, E-mail: zhangxf169@sohu.com; Tel: 0571-63370584

第一作者联系方式: E-mail: zhaofeng8866@126.com

Received(收稿日期): 2009-08-31; Accepted(接受日期): 2009-09-06.

photosynthesis was much more than that accumulated in stem and sheath before heading. The three oxygen-increasing patterns had different effects on rice growth, but under hypoxic stress caused by the inadequate supply of oxygen under the submerged soil, oxygen-increasing patterns all could effectively alleviate the stress for root system and above-ground part of plant.

Keywords: Rice; Rhizosphere; Oxygen-increasing patterns; Root system; Morphological; Physiological; Yield

氧参与了植物的氧化磷酸化(oxidative phosphorylation), 而这一过程是需氧细胞生命活动的主要能量来源^[1]。水稻在根系缺氧时, 会产生多种厌氧蛋白, 在生理代谢特征上是一种不耐缺氧的植物^[2]。由于根系长期处于渍水的土壤环境中, 在结构上形成具有发达的通气组织, 将氧从地上部分转运到根部, 为维持正常的代谢活动, 水稻还需要利用根系吸收介质中的氧^[3]。我国是淹涝多发地区, 存在大面积的渍水次生潜育化稻田^[4], 东南亚和南亚地区也存在大量的季节性淹涝田^[5]。土表淹水或渍水降低了土壤氧含量, 是上述生态区水稻产量提高的主要限制因素。Pezeshki 等^[6]研究发现, 在孕穗至抽穗期是水稻对氧和水需求量最大的阶段, 灌水导致根际氧缺乏也是制约常规栽培条件下水稻产量提高的因素之一。

水稻缺氧时, 根系生理代谢及根数、根长、根孔隙度等均会发生一系列变化^[7-8]; 受其影响, 地上部分也呈现分蘖减少、叶绿素含量较低、抗氧化酶活性降低和干物质积累减少等响应特征^[9-10]。利用分子生物学研究方法, 目前已经明确了水稻耐淹涝胁迫基因所在染色体及其位点^[11], 并建成了培育耐缺氧胁迫的品种相关的转基因技术^[12]。即便如此, 水分调控依旧是改善水稻根际氧状况的主要途径^[13-15]。但是, 水分调控在解决水稻孕穗至抽穗期的“水氧矛盾”上, 略显不足。过氧化钙和过氧化尿素是目前在水稻生产中得到应用的两种化学氧肥, 可直接对水体供氧, 且氧释放速度相对较慢。目前, 这两种肥料在土壤改良、水产养殖中应用较广, 在水稻种子包衣剂、浸种、直播稻及酸性冷浸田中增氧尚处于试验论证阶段^[16-19]。

本研究通过过氧化尿素、过氧化钙和干湿交替灌溉增氧模式的田间对比试验, 考察其对水稻生长和根际环境的影响, 以期稻田缺氧逆境生态调控及水稻高产栽培提供技术支持。

1 材料与方法

1.1 试验设计

1.1.1 静态释氧试验 大田基肥施入 7 d 后, 选择肥力状况一致的土壤, 混合均匀后装入塑料桶中,

桶底面直径 20 cm、高 30 cm, 土高 15 cm。于室内, 注水浸泡并保持 10 cm 水层, 静止 3 d 后进行施肥处理。设 T1、T2 两个处理, T1 施用尿素(含氮 46.0%)和过氧化尿素(含氮 30%, 氧 16.5%, 河北三洁化工有限公司提供)的含氮量分别为 18 kg hm^{-2} 和 36 kg hm^{-2} , 过氧化尿素含活性氧 6 kg hm^{-2} ; T2 施用含纯氮量 54 kg hm^{-2} 的尿素, 同时施用含活性氧量为 6 kg hm^{-2} 的过氧化钙(活性氧含量 11%, 纯度 50%, 市售); 对照(CK)仅施含纯氮量 54 kg hm^{-2} 的尿素。氮氧施用量与水稻田间试验基肥(或穗肥)处理相同(T1 和 T2 分别与大田中的处理对应), 3 次重复。

1.1.2 田间水稻生产试验 试验地位于浙江富阳中国水稻研究所试验基地 B 区(北纬 $30^{\circ}05'$, 东经 $119^{\circ}56'$, 海拔 6.5 m)。土壤肥力中等, 前作冬闲, 青紫泥, 肥力中等, 含有机质 3.68%、全氮 0.265%、碱解氮 142 mg kg^{-1} 、速效磷 17 mg kg^{-1} 、速效钾 14.1 mg kg^{-1} , 土壤孔隙度 43.7%, pH 6.9。供试品种为籼稻国稻 1 号和粳稻秀水 09。设 T1(追施过氧化尿素)、T2(追施过氧化钙)、T3(干湿交替) 3 个增氧处理及 CK(对照)。T1、T2 和 CK 除搁田期和灌浆中后期外, 田间均保持 5~10 cm 的灌溉水层, T3 采用干湿灌溉, 即一次灌水后使自然落干至稻田表面形成细小裂口后再复水, 如此反复, 但在灌浆后期, 各处理均保持田间湿润直至收获。

整个生育期施纯氮 180 kg hm^{-2} , P_2O_5 75 kg hm^{-2} , K_2O 180 kg hm^{-2} , 氮肥为尿素或过氧化尿素, 磷肥为过磷酸钙(含 P_2O_5 12%), 钾肥为氯化钾(含 K_2O 60%)。磷肥和钾肥均以基肥的形式一次施入, 而氮肥按基肥 分蘖肥 穗肥=4 3 3 施用, 基肥中的氮肥全部使用尿素。分蘖期和孕穗期除追施氮肥外, T1 追施尿素和过氧化尿素; T2 追施尿素和过氧化钙; T3 和 CK 均追施尿素。即, 处理和对照追施纯氮总量保持一致, T1 和 T2 施入的活性氧总量相同, 均为 12 kg hm^{-2} 。试验地肥力一致、排水、灌水条件较好。

5 月 27 日播种, 7 月 2 日移栽, 种植规格为 $20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$, 移栽 10 d 后施分蘖肥, 孕穗中期施穗肥(8 月 23 日)。每处理设 3 次重复, 随机排列, 小区面积 $7.0 \text{ m} \times 7.8 \text{ m}$ 。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 可溶性氧含量(DO, dissoluble oxygen)和 pH

主要在静态试验中考察, 测定施用氧肥后 20 d 内水体中的可溶性氧含量及 pH 的变化。采用的仪器: 便携式溶解氧测量仪(HI9143, 意大利哈纳公司); 水体 pH 采用便携式酸度计(HI8424, 意大利哈纳公司)。

1.2.2 生物量 分别于分蘖期(7月28~31日)、孕穗期(8月19~22日)、齐穗期(籼稻9月3日; 粳稻9月9日)、灌浆期(齐穗后20d, 即籼稻9月23日, 粳稻10月9日)、收获期(籼稻10月13日; 粳稻10月30日), 每处理取9穴水稻, 3次重复, 分叶、根(不包括地下根茎交接部分)、茎鞘、穗等部分, 于烘箱中105℃杀青、80℃烘至恒重后称重。

1.2.3 根系性状 于水稻分蘖期、孕穗期、齐穗期、灌浆期, 利用地面半径为10cm的圆柱形不锈钢取样器(两半圆弧面相扣构成), 以水稻根基部为中心, 打入土面以下40cm, 移出取样器, 取出含根土柱, 装入塑料网袋, 依次用自来水、去离子水冲洗干净(用来测定生理指标的根系先用液氮速冻, -40℃低温保存), 考察根数、根体积、根系孔隙度和根系活力等。其中根系活力采取赵世杰等^[20]的 α -萘胺法测定; 采用排水法测定根体积; 参见 Colmer^[6]的方法测定根系孔隙度, 即取新鲜根系1.0g, 在滤纸上吸干水分后, 于分析天平称重(W_r), 比重瓶(10mL)若干, 称量10mL(水+瓶)重量(W_w), 把根小心转入比重瓶中并定容到10mL刻度线称重(W_{r+w}), 取出根并将根系用碾钵压碾后转入比重瓶, 定容到10mL, 并称重(W_h), 相对孔隙度 $RP(\%) = (W_h - W_{r+w}) / (W_w + W_r - W_{r+w}) \times 100$ 。

1.2.4 地上部分性状 叶片中叶绿素、超氧化物

歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)的活性及丙二醛(MDA)的含量参考乔富廉^[21]的方法测定。

按照赵步洪等^[22]方法:

$$\text{茎鞘物质输出率(EPMSS)} = (A - B) / A \times 100\%$$

$$\text{茎鞘物质转换率(TPMSS)} = (A - B) / C \times 100\%$$

式中, A 为齐穗期茎鞘干物质质量; B 为成熟期茎鞘干物质质量; C 为成熟期穗干物质质量。

收获期, 选择未扰动区域, 每小区分别采用3个1m²样框取样, 考种、测产。

1.3 数据处理和统计

2007年数据与2008年规律大致相同, 本文以2008年数据为主, 采用 Microsoft Excel 插件和 SPSS11.5 软件包进行统计分析, 处理间差异用 LSD 或 Duncan 比较。

2 结果与分析

2.1 根际增氧对水体溶氧量和 pH 的影响(室内静态)

田间所处的环境较为复杂, 如灌水、降雨、风速、水体温度以及土壤表面的平整度等因素均会影响对水体中溶氧量的测定, 因此, 试验中采用了室内静态模拟试验, 考察氧肥释放过程中对水体溶氧量和 pH 的影响, 为田间试验提供参考。从图1可见, 施氧肥后7d内, 水体中溶氧量维持较高的水平, 其中 T1 在施肥后1~2d DO(可溶性氧含量)达到峰值(10.31 mg L⁻¹), 而 T2 施过氧化钙也于施肥后第2天 DO 达到峰值(9.38 mg L⁻¹), 显著高于 CK, 且不断有细微气泡溢出。可见, 此时两个处理水体处于氧过饱和状态。施肥后2d, T1 和 T2 水体中 DO 迅速下降, 但仍然显著高于对照, 水体处于富氧状态。施肥

图1 氧肥施用下水体的溶氧量及 pH 变化
Fig. 1 Change of dissoluble oxygen (DO) and pH in water after fertilization

后 7~14 d, T1 仍可以保持较高的 DO, 而过氧化钙此时基本上已经失去供氧的能力。从水体中 pH 变化情况看, 施用过氧化钙短期内能明显增加水体的 pH, 施肥后第 2 天水体 pH 接近 9.5, 但是随后迅速降低, 6 d 后 pH 值下降到 8 以下。过氧化尿素在施用后 1~2 d 内 pH 较 CK 稍低, 以后则基本上保持与对照相同的水平。由此可见, 相同理论活性氧输入量的情况

下, 过氧化尿素比过氧化钙保持水体较高溶氧量的时间更长, 对水体 pH 的影响相对较小。

2.2 不同增氧模式对水稻根系生长的影响

2.2.1 根系特征 从表 1 可见, 增氧模式对水稻根系孔隙度、根数、根体积及根冠比有不同程度的影响, 且在不同生长时期和品种间存在一定差异。

表 1 不同根际增氧模式下水稻的根系特征
Table 1 Characteristics of rice root system under different oxygen-increasing patterns in rhizosphere

生长时期 Growth stage	品种 Cultivar	处理 Treatment	孔隙度 Porosity (%)	根数 Number (hill ⁻¹)	最长根长 The longest length (cm)	根体积 Volume (cm ³ hill ⁻¹)	根重 Weight (g hill ⁻¹)	根冠比 Root/shoot ratio (%)
分蘖期 Tillering stage	国稻 1 号 Guodao 1	CK	27.01 a	334.33 b	26.75 a	16.00 c	2.09 a	13.44 a
		T1	21.84 b	306.00 c	26.16 a	19.50 b	1.94 a	12.41 a
		T2	23.65 b	326.00 b	26.13 a	23.65 a	1.95 a	13.59 a
		T3	25.34 ab	364.50 a	25.58 a	23.50 a	1.82 a	11.37 a
	秀水 09 Xiushui 09	CK	26.59 a	417.00 b	24.17 a	19.25 b	1.92 b	12.76 b
		T1	21.31 b	353.50 c	24.00 a	22.17 b	1.86 b	12.96 b
		T2	21.29 b	389.50 c	26.08 a	20.50 b	2.24 ab	17.99 a
		T3	22.62 b	500.50 a	25.58 a	25.50 a	2.91 a	13.75 b
齐穗期 Heading stage	国稻 1 号 Guodao 1	CK	—	544.00 a	30.36 b	16.00 b	3.21 a	4.54 b
		T1	—	476.50 b	29.25 b	20.00 a	3.01 a	5.42 a
		T2	—	461.00 b	29.58 b	23.00 a	2.78 a	5.64 a
		T3	—	452.50 b	36.13 a	26.00 a	2.90 a	5.21 ab
	秀水 09 Xiushui 09	CK	—	744.50 a	31.00 b	26.00 b	3.41 b	5.58 b
		T1	—	711.50 b	30.64 b	29.00 a	3.61 ab	6.23 a
		T2	—	651.00 b	30.14 b	26.01 b	3.63 a	6.61 a
		T3	—	741.00 a	39.03 a	29.33 a	3.68 a	4.58 c

表中不同处理间采用 Duncan 比较, 不同字母表示同一品种不同处理间在 $P=0.05$ 水平上差异显著。
Values followed by different letters are significantly different for a cultivar between four measurements at $P=0.05$ as determined by Duncan's test.

分蘖期根系孔隙度, 增氧处理低于 CK, 其中国稻 1 号 T1、T2 处理下显著低于 CK, T3 也低于 CK, 但差异未达到显著水平; 秀水 09 均在 23% 以下, 显著低于 CK (26.69%); 与 CK 比较, T3 下降幅度低于 T1 和 T2。

T1 和 T2 处理齐穗期根数减少比分蘖期明显。分蘖期, 秀水 09 T1、T2 处理下的根数较 CK 显著降低, 国稻 1 号也有相同的趋势, 但差异未达显著水平。齐穗期, T1 和 T2 处理国稻 1 号根数均少于 CK, 分别较 CK 减少 20% 和 14%, 差异均达到显著水平, 秀水 09 的根数显著下降; T3 分蘖期根数高于其余处理, 而在齐穗后国稻 1 号的根数则显著低于 CK, 秀水 09 的根数较 CK 稍低, 但差异未达显著水平。

水稻最长根长, 分蘖期增氧处理间差异不显著;

齐穗期 T3 显著高于其余处理, T1 在分蘖期和齐穗期均略低于 CK, 差异未达显著水平。

水稻根体积, 在分蘖期国稻 1 号增氧处理均显著高于 CK, 而秀水 09 仅 T3 显著高于 CK, T1 和 T2 有大于 CK 的趋势; 齐穗期, 增氧模式国稻 1 号均大于 CK, 其中 T1、T3 分别较 CK 提高 25.0% 和 62.5%; 秀水 09 T1 和 T3 分别比 CK 提高了 11.5% 和 12.8%; 而 T2 处理国稻 1 号较 CK 高 43.8%, 但在秀水 09 中差异不显著。

根冠比分蘖期国稻 1 号处理间差异未达显著水平, 而秀水 09 的根冠比 T2 显著高于 CK。齐穗期, 国稻 1 号的 T1 和 T2 显著高于对照; T3 与 CK 差异不明显; 秀水 09 T1 和 T2 显著高于 T3 和 CK, 其中 T2 分别较 CK 和 T3 高 15%、40% 以上。

综上可见, 不同增氧模式对根系特征影响有一定差异, 氧肥增氧模式降低了水稻根系孔隙度和根数, 增加齐穗期的根体积, 但不会明显增加最长根长, 而干湿交替增氧显著提高水稻的根体积, 显著增加齐穗期的最长根长。

2.2.2 根系氧化强度 α -萘胺能为植物体内的过氧化氢在含铁氧化酶的参与下所氧化, 故以其氧化强度可比较和诊断根系是否健壮及判断其吸收养料的能力, 即根系活力^[20]。

由图 2 可见, 两种基因型水稻根系氧化强度均随生育期呈现逐渐下降的趋势: (1) 分蘖期, T3 国稻 1 号和秀水 09 的根系氧化强度分别比 CK 高 13.0% 和 12.6%, 而氧肥处理的根系氧化力相对较低。(2)

齐穗期, 国稻 1 号和秀水 09 各增氧模式下根系氧化强度明显高于 CK, 其中秀水 09 T3 较 CK 高 50%。

(3) 灌浆期, 国稻 1 号 T1、T2 和 T3 分别较 CK 高 19.2%、32.6% 和 31.0%, 均达显著水平; 秀水 09 灌浆期 T2 根系氧化强度显著降低, 比 CK 低 22.1%, 而 T1 和 T3 略高于 CK, 但差异不显著。

2.3 茎蘖动态

由图 3 可见, 增氧条件下茎蘖数在移栽前期增加较迅速, 且在移栽后 6 周左右达到峰值, 然后缓慢减少。分蘖高峰时, 国稻 1 号的分蘖数为 T3 > T2 > T1 > CK, 秀水 09 T2 > T1 > T3 > CK。在分蘖数基本稳定时, 国稻 1 号 T3 的分蘖数显著高于其余处理, 而秀水 09 增氧处理间的分蘖数较接近, 但均显著高于 CK。

图 2 不同根际增氧模式下水稻根系 α -萘胺氧化强度

Fig. 2 Intensity of biological oxidation of α -naphthylamine in the root system of rice at different growth stage under different oxygen-increasing patterns in rhizosphere

T、HD、GF 分别代表分蘖期、齐穗期、灌浆期。星号显示同一品种 4 个处理间在 $P=0.05$ 水平上存在显著性差异, 采用 LSD 多重比较。T: tillering stage; HD: heading stage; GF: grain-filling stage. An asterisk indicates significant difference for a cultivar between four measurements at $P=0.05$ as determined by LSD.

图 3 不同根际增氧模式下水稻茎蘖动态

Fig. 3 Dynamic of tillering for two rice cultivars under different oxygen-increasing patterns in rhizosphere

2.4 叶片生理性状

2.4.1 叶绿素含量 不同增氧模式下水稻顶叶

(出穗后为剑叶)的叶绿素含量在不同时期存在明显差异(图 4)。

图 4 不同根际增氧模式下水稻顶叶叶绿素含量变化

Fig. 4 Chlorophyll content of peak leaf under different oxygen-increasing patterns in rhizosphere

T、B、HD、GF、H 分别代表分蘖期、孕穗期、齐穗期、灌浆期、收获期。

T: tillering stage; B: booting stage; HD: heading; GF: grain-filling stage; H: harvest stage.

分蘖期, 水稻顶叶叶绿素含量差异不明显。孕穗期, 仅国稻 1 号顶叶叶绿素含量在 T2 处理下显著低于 T3, 但与 CK、T1 差异不显著; 该时期, 秀水 09 的叶绿素含量在各处理间差异不显著。齐穗后, CK 剑叶叶绿素含量迅速降低, 灌浆期保持较低水平, 收获期, 增氧处理的两种水稻剑叶叶绿素含量均显著高于 CK ($P<0.05$)。

处理间差异在不同生育期表现不同。T3 处理下两种类型的水稻品种顶叶的叶绿素含量不同生育期均较高, 尤其是后期表现更为明显。T1 和 T2 的水稻叶片叶绿素含量齐穗前未见显著差异, 而收获期粳稻叶绿素 T2 大于 T1, 在粳稻上表现则相反。

2.4.2 叶片活性氧代谢 从表 2 可见, 国稻 1 号在不同增氧处理间孕穗期叶片 SOD 活性未见显著差异, 而收获期表现为 T3 > T2 > T1 > CK, 其中 T3 与

CK 间差异达显著水平。孕穗期国稻 1 号各处理间 POD 含量差异也不显著; 但收获期表现为 T3 > T1 > T2 > CK, 且增氧处理与 CK 差异均达到显著水平。孕穗期国稻 1 号各处理间 MDA 含量差异也不显著, 收获期表现为 CK > T2 > T1 > T3。

秀水 09 孕穗期叶片 SOD 活性表现为 T3 > T2 > T1 > CK, 其中 T3 和 T1 与 CK 差异显著。而收获期 T1 > T2 > T3 > CK, 与 CK 差异均达到显著水平。孕穗期叶片 POD 的变化趋势为 T3 > T1 > T2 > CK, 其中以 T3 的 POD 活性显著高于 CK, 氧肥处理与 CK 差异不显著, 但收获期增氧处理 POD 活性显著高于 CK, 分别为 T1 > T2 > T3 > CK。孕穗期和收获期增氧处理叶片 MDA 含量均显著低于 CK, 其中收获期 T1 叶片 MDA 积累量最少。粳稻灌浆期和田间水分落干时间较粳稻长, 可能是导致在干湿交替灌溉模

表 2 不同根际增氧模式下水稻叶片活性氧代谢

Table 2 Active oxygen metabolize of rice leaves under different oxygen-increasing patterns in rhizosphere

品种 Cultivar	处理 Treatment	SOD (U mg ⁻¹ Protein)		POD (Δabsorb. mg Protein min ⁻¹)		MDA (nmol g ⁻¹ FW)	
		孕穗期 Booting	收获期 Harvest	孕穗期 Booting	收获期 Harvest	孕穗期 Booting	收获期 Harvest
国稻 1 号 Guodao 1	CK	527.2 a	44.8 b	67.4 a	42.4 a	48.4 a	104.9 a
	T1	536.0 a	49.7 ab	78.1 a	57.5 a	41.7 a	89.5 ab
	T2	529.9 a	54.9 ab	78.8 a	66.1 a	48.0 a	90.5 ab
	T3	536.2 a	57.7 a	60.4 a	62.7 a	49.1 a	78.4 b
秀水 09 Xiushui 09	CK	430.0 c	35.4 b	65.5 b	52.7 b	64.8 a	68.0 a
	T1	499.3 ab	57.0 a	106.2 ab	115.8 a	36.8 b	46.4 b
	T2	453.7 bc	56.1 a	87.6 ab	114.0 a	35.0 b	51.8 b
	T3	540.2 a	49.8 a	117.8 a	102.5 a	36.2 b	56.7 ab

表中不同处理间采用 Duncan 比较, 不同字母表示同一品种不同处理间在 $P=0.05$ 水平上差异显著。

Values followed by different letters are significantly different for a cultivar between four measurements at $P=0.05$ as determined by Duncan test.

式下国稻 1 号收获期 SOD 和 POD 活性相对施氮肥较高、MDA 含量较低,而在秀水 09 中则相反的原因。

综上所述,不同增氧模式均能增加叶片活性氧代谢能力,减少膜质过氧化产物 MDA 积累量,而不同增氧模式以及品种间由于水分和生长持续时间等因素不同,存在一定的差异。

2.5 干物质积累、分配和转运

由表 3 可见,根际增氧模式和品种不同,水稻干物质积累、分配以及向穗部转运的情况就不同。

总干物质质量(TDM): (1) 齐穗期,国稻 1 号仅 T3 显著高于 CK,秀水 09 各增氧处理与 CK 未见显著差异; (2) 收获期,增氧处理两品种均显著高于 CK,其中增氧处理国稻 1 号较 CK 提高 15.24%~21.62%,秀水 09 提高 6.12%~12.38%; (3) 在齐穗和收获期两品种均以 T3 最大。

穗干物质重: (1) 齐穗期,国稻 1 号处理间差异不

显著,而秀水 09 T3 显著高于其余处理; (2) 收获期,增氧处理两品种均显著高于 CK,其中增氧处理国稻 1 号较 CK 提高 8.55%~13.40%,秀水 09 提高 6.34%~9.28%; (3) 齐穗和收获期两品种均以 T3 最大。

茎鞘干物质输出量(EPMSS)和茎鞘物质转换率(TPMSS): (1) 增氧处理均显著低于 CK; (2) 增氧处理间差异明显,国稻 1 号的 T2 也显著低于其余增氧处理,秀水 09 则以 T3 最低; (3) 对应处理除 T2 外,秀水 09 均较国稻 1 号低。

水稻穗部干物质积累主要来源于茎鞘和叶中干物质的转运以及后期光合的产物,叶中转运的量仅占穗部增重的极小部分,而增氧处理茎鞘向穗部转运的干物质质量又显著低于 CK。因此,增氧处理的较高的穗部干物质积累主要来自后期叶片和茎鞘光合的积累,这可能与齐穗后水稻根系和叶片功能依然维持较高的水平有关。

表 3 不同增氧模式下水稻干物质分配和转运

Table 3 Allocation and transportation of dry-matter of rice under different oxygen-increasing patterns in rhizosphere

品种 Cultivar	处理 Treatment	齐穗期 Heading stage				收获期 Harvest stage					
		A	B	C	TDM	A	B	C	TDM	EPMSS	TPMSS
		(g hill ⁻¹)	(g hill ⁻¹)	(g hill ⁻¹)	(g hill ⁻¹)	(g hill ⁻¹)	(g hill ⁻¹)	(g hill ⁻¹)	(g hill ⁻¹)	(%)	(%)
国稻 1 号	CK	26.52 b	13.90 a	8.87 a	49.30 b	20.57 b	10.53 b	37.09 b	68.19 b	22.44 a	16.04 a
Guodao 1	T1	29.07 ab	14.00 a	9.37 a	52.40 ab	25.71 a	12.60 a	41.35 a	79.66 a	11.56 b	8.13 b
	T2	28.52 a	14.20 a	8.93 a	51.60 ab	26.92 a	11.40 ab	40.26 a	78.58 a	5.61 c	3.97 c
	T3	31.54 a	12.90 b	9.56 a	54.00 a	27.27 a	13.61 a	42.06 a	82.93 a	13.54 b	10.15 b
秀水 09	CK	32.93 a	12.20 a	7.46 b	52.60 a	27.93 a	10.87 b	38.67 b	77.47 c	15.18 a	12.93 a
Xiushui 09	T1	33.59 a	11.30 a	7.06 b	52.00 a	30.43 a	10.66 b	41.12 a	82.21 b	9.41 b	7.68 b
	T2	34.17 a	11.80 a	7.54 b	53.50 a	31.62 a	11.24 a	42.19 a	85.05 ab	7.46 bc	6.04 bc
	T3	35.24 a	8.68 a	11.89 a	55.80 a	33.45 b	11.35 a	42.26 a	87.06 a	5.08 c	4.24 c

A: 茎鞘重; B: 叶片重; C: 穗重; TDM: 总干物质质量; EPMSS: 茎鞘物质输出率; TPMSS: 茎鞘物质转换率。表中不同处理间采用 Duncan's 比较,不同字母表示同一品种不同处理间在 $P=0.05$ 水平上差异显著。

A: stem-sheath weight; B: leaf weight; C: panicle weight; TDM: total dry matter mass; EPMSS: percentage of the export matter from stem-sheath; TPMSS: percentage of the transformed matter from stem-sheath. Values followed by letters are significantly different for a cultivar between four measurements at $P=0.05$ as determined by Duncan test.

2.6 产量及其构成

由表 4 可见,根际增氧可提高水稻产量,不同增氧模式对产量构成因素的影响也很明显。

2007 年和 2008 年,国稻 1 号产量依次为 $T3 > T1 > T2 > CK$,秀水 09 产量依次为 $T3 > T2 > T1 > CK$ 。2007 年, T1、T2 和 T3 国稻 1 号分别比 CK 增产 10.2%、3.1%和 18.9%,秀水 09 分别增产 11.5%、14.9% 和 16.4%; 2008 年,国稻 1 号 T1、T2 和 T3 分别比 CK 增产 11.6%、8.5%和 13.6%,秀水 09 增产分别为 6.6%、9.2%和 9.4%。

国稻 1 号和秀水 09 有效穗数均为 $T3 > T1 > T2 > CK$,国稻 1 号结实率为 $T3 > T2 > T1 > CK$,其中秀水 09 增氧处理显著高于 CK,但增氧处理间差异不显著。国稻 1 号 T3 的千粒重显著高于其余处理,而在秀水 09 中处理与 CK 的差异不显著。国稻 1 号两氮肥处理穗粒数显著高于其余处理,但在秀水 09 中未见显著差异。可见,在产量构成因素中产量贡献最大的是有效穗数和结实率。

综上所述,在分蘖期和孕穗期实行根际增氧,增加了有效分蘖数和后期对籽粒的充实度,从而保

表 4 不同根际增氧模式下水稻产量及其构成因素
Table 4 Yield and its components of rice under different oxygen-increasing patterns in rhizosphere

品种 Cultivar	处理 Treatment	有效穗数 Panicle number ($\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$)	穗粒数 Grain number (No. panicle $^{-1}$)	结实率 Seed setting rate (%)	千粒重 1000-grain weight (g)	产量 Yield (kg hm^{-2})	
						2007	2008
国稻 1 号 Guodao 1	CK	218.8 b	194.8 b	70.7 b	26.7 b	6764.9 b	7089.6 b
	T1	220.4 ab	203.6 a	71.2 ab	26.7 b	7455.9 a	7909.4 a
	T2	226.8 ab	202.9 a	73.0 ab	26.0 b	6977.9 ab	7690.6 a
	T3	244.3 a	195.8 b	77.0 a	27.1 a	8045.1 a	8050.6 a
秀水 09 Xiushui 09	CK	236.3 b	148.8 a	87.1 b	25.0 a	6798.5 b	7492.1 b
	T1	282.2 a	147.5 a	88.9 a	24.9 a	7577.2 a	7983.4 a
	T2	285.8 a	143.2 a	88.6 a	24.9 a	7811.4 a	8181.4 a
	T3	287.4 a	144.2 a	89.6 a	24.7 a	7914.7 a	8195.8 a

表中列产量构成因素数据取自 2008 年试验。表中不同处理间采用 Duncan 比较, 不同字母表示同一品种不同处理间在 $P=0.05$ 水平上差异显著。

The values of yield components listed in the table came from experimental results in 2008. Values followed by letters are significantly different for a cultivar between four measurements at $P=0.05$ as determined by Duncan test.

证成穗率和结实率, 进而提高了产量。

3 讨论

3.1 增氧模式对水稻根系特征的影响

根系孔隙度一定程度上标志着通气组织的发育状况^[7]。试验结果表明, 根际增氧模式下, 水稻根系的孔隙度均显著降低。这是水稻在解剖学结构上对根际增氧适应性调控的结果^[12,23]。直接对根系增氧, 水稻根体积、根粗和最长根长会显著增加, 而根冠比降低^[19]。在本研究中也得到类似结果, 但氧肥处理最长根长未见显著增长。在对 8~10 cm 深土壤的氧化还原电位(Eh)考察时发现, 除 T3 稍高外, 其余处理与对照差异均不显著(数据未列出)。根际增氧的直接结果是 Eh 和硝态氮的增多, 而这两个因素会影响最长根长及诱导侧根的形成^[24-25]。根际缺氧时, 土壤主要以铵态氮为主^[27], 水稻根系泌氧较少, 仅能在根际将铵态氮氧化为亚硝态氮或硝态氮^[26]。虽然少量的亚硝酸能够作为电子受体参与根部线粒体的能量代谢以减轻低氧胁迫^[28], 但会降低根系对氮的吸收。增氧可能通过提高土壤中硝态氮的含量增加植株对低氧胁迫的耐性^[29]。

根系氧化强度对不同溶氧量敏感程度在品种间存在一定差异^[19]。粳稻秀水 09 齐穗和灌浆期根系氧化强度降低幅度较籼稻大, 而通过干湿交替灌溉或过氧化尿素增氧均能够提高根系氧化强度。过氧化钙在灌浆期能够提高国稻 1 号的根系强度, 而对秀水 09 则相反。这可能因为氧肥在分解过程中的中间产物(过氧化氢)具有强氧化性, 在根系表面形成氧

化物(如硫氧化物)^[7], 抑制了水稻根系泌氧, 而氧肥供氧持续时间不同和 pH 的变化(图 1), 可能是造成两者差异的原因。

3.2 增氧模式对水稻地上部分的影响

分蘖期淹水限制了高位分蘖芽的萌发^[30], 氧气的转运速率随分蘖的横截面积增大而增大, 而距离主茎越远的区域氧气的渗透系数越小^[31]。离主茎较远的分蘖的根系缺氧下会难以形成有效分蘖。本试验中, 增氧模式水稻分蘖早期的茎蘖数增加较为迅速, 最大分蘖数显著提高, 构建了有利的群体基础(图 2)。而水稻齐穗后增氧处理叶绿素显著较高, 可能与水稻根系吸收转运氮、钾和锌的能力提高有关^[26]。增氧模式能够提高叶片保护酶的活性, 提高了齐穗后叶片的光合能效。齐穗后干物质质量增氧处理显著较 CK 高, 其穗部干物质转运大部分来自于叶片后期光合积累, 这也是增氧模式下结实率提高的主要原因。

3.3 不同根际增氧模式间存在差异的原因

三种增氧模式存在自身的特点, 其中过氧化尿素和过氧化钙不仅释氧速率不同, 而且本身的离子也会水稻生长产生影响(如 Ca^{2+}), 而干湿交替灌溉的灌水制度与其余处理也不同, 同时由于品种生育时期不同(如出穗较迟、粳稻灌浆期较长)与上述原因结合, 是造成对水稻生长影响出现差异性的根本原因。本课题组通过预备试验, 确定了缓解分蘖前期(生态需水)和孕穗期(生理需水)灌水引起的根际缺氧胁迫的施肥方案。试验结果表明, 氧肥增氧均能够提高水稻产量。但是对土壤 pH、Eh 的改变必

然对根系形态和水稻生理代谢过程产生影响。这一结论在向万胜等^[32]的试验中也得到证实。在本试验中还无法证实是否在常规栽培条件下干湿交替增氧较氧肥增氧更有利于提高水稻产量。但从统计结果能够看出, 氧肥增氧与干湿交替灌溉增氧的水稻产量较为接近, 说明其在解决水稻的“水氧矛盾”方面具有明显效果。在常规栽培条件下, 对水稻长穗期进行氧肥和干湿交替灌溉增氧效果的比较我们将另文探讨。

4 结论

根际增氧模式下, 水稻分蘖期根系孔隙度降低, 齐穗期形成较大的根体积, 齐穗后根系的活力相对较强且提高植株有效分蘖数, 减缓灌浆期叶片中叶绿素的降解速率, 相对增强了齐穗后叶片的保护酶活性, 从而提高灌浆期植株群体的光合能效和干物质积累、提高结实率, 最终形成较高的产量。不同增氧模式间受氧肥释氧速率和对根际环境的影响以及品种生育时期、灌水制度等因素的影响, 水稻根系形态和地上部分生理特征存在一定的差异。

References

- [1] Wang J-Y(王镜岩), Zhu S-G(朱圣庚), Xu C-F(徐长法). Biochemistry (生物化学). Beijing: Higher Education Press, 2002. pp 129–144 (in Chinese)
- [2] Vartapetian B B. Plant anaerobic stress as a novel trend in ecological physiology, biochemistry and molecular biology: 2. Further development of the problem. *Russian J Plant Physiol*, 2007, 53: 711–738
- [3] Delaune R D, Pezeshki S R, Pardue J H. Anoxidation-reduction buffer for evaluating physiological response of plants to root oxygen stress. *Environ Exp Bot*, 2005, 30: 243–247
- [4] Pan S Z. Characterization of gleyization of paddy soils in the middle reaches of the Yangtze River. *Pedosphere*, 1996, 6: 111–119
- [5] Sarkar R K, Reddy J N, Sharma S G, Ismail A M. Physiological basis of submergence tolerance in rice and implications for crop improvement. *Curr Sci*, 2006, 91: 899–906
- [6] Pezeshki S R, Delaune R D. Responses of *Spartina alterniflora* and *Spartina patens* to rhizosphere oxygen deficiency. *Acta Oecol*, 1996, 17: 365–378
- [7] Colmer T D. Aerenchyma and an inducible barrier to radial oxygen loss facilitate root aeration in upland, paddy and deep-water rice (*Oryza sativa* L.). *Ann Bot*, 2003, 91: 301–309
- [8] Angenlida M, Gerd A. Tolerance of crop plants to oxygen deficiency stress: Fermentative activity and photosynthetic capacity of entire seedlings under hypoxia and anoxia. *Physiol Plant*, 2003, 117: 508–520
- [9] Ella E S, Kawano N, Osamu H. Importance of active oxygen scavenging system in the recovery of rice seedlings after submergence. *Plant Sci*, 2003, 65: 85–93
- [10] Das K K, Sawano N, Ismail A M. Elongation ability and non-structural carbohydrate levels in relation to submergence tolerance in rice. *Plant Sci*, 2005, 68: 131–136
- [11] Xu K, Xu X, Ronald P C. A high-resolution linkage map of the vicinity of the rice submergence tolerance locus *Sub1*. *Mol Gen Genet*, 2000, 263: 681–689
- [12] Nakazomo M, Tsuji H, Li Y. Expression of a gene encoding mitochondria aldehyde dehydrogenase in rice increase under submerged conditions. *Plant Physiol*, 2000, 16: 45–51
- [13] Zhang Y-P(张玉屏), Zhu D-F(朱德峰), Lin X-Q(林贤青), Chen H-Z(陈惠哲), Li H(李华), Yang Y-P(杨艳萍). Effects of dry and wet irrigation on the growth of rice under system of rice intensification. *Agric Res Arid Areas* (干旱地区农业研究), 2007, 25(5): 109–113 (in Chinese with English abstract)
- [14] Zhang X-F(章秀福), Wang D-Y(王丹英), Qu Y-Y(屈衍艳), Li H(李华). Morphological and physiological characteristics of raised bed-cultivated rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 19(3): 742–748 (in Chinese with English abstract)
- [15] Zhang X-F(章秀福), Wang D-Y(王丹英), Shao G-S(邵国胜). Effects of rice ridge cultivation on grain yield and quality and its physiological and ecological mechanisms. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2003, 17(4): 343–348 (in Chinese with English abstract)
- [16] Frankenberger W T, Factors J. Affecting the fate of urea peroxide added to soil. *Bull Environ Contam Toxicol*, 1997, 59: 50–57
- [17] Motoyuki H, Mitsuo I. Promotion of seedling emergence of paddy rice from flooded soil by coating seed with potassium nitrate. *Jpn J Crop Sci*, 1991, 60: 441–446
- [18] Yang L(杨利), Yao Q-H(姚其华), Fan X-P(范先鹏), Zhao S-J(赵书军), Long C-F(龙成凤). Effect of applying CaO_2 to cold-water paddy field in hilly area in brown-red soil of southeast Hubei. *Hubei Agric Sci* (湖北农业科学), 1997, (4): 37–39 (in Chinese with English abstract)
- [19] Wang D-Y(王丹英), Han B(韩勃), Zhang X-F(章秀福). Effect of oxygen content in rice rhizosphere on growth of the roots. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(5): 803–808 (in Chinese with English abstract)
- [20] Zhao S-J(赵世杰), Shi G-A(史国安), Dong X-C(董新纯). Laboratory Guide for Plant Physiology (植物生理学实验指导). Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2002 (in Chinese)
- [21] Qiao F-L(乔富廉). Techniques of Analysis and Measurements for Plant Physiological Experiment (植物生理学实验分析测定技术). Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2002 (in Chinese)
- [22] Zhao B-H(赵步洪), Xi L-L(奚岭林), Yang J-C(杨建昌). Study on the characteristics of carbohydrate transfer of stem and sheath

- and grain-filling in two-line hybrid rice. *J Northwest Sci-Tech Univ Agric & For* (Nat Sci Edn) (西北农林科技大学学报·自然科学版), 2004, 32(10): 9–14 (in Chinese with English abstract)
- [23] Reggiani R. A role for ethylene in low-oxygen signaling in rice roots. *Amino Acids*, 2006, 30: 299–301
- [24] Arunothai J, Hans B. Oxygen stress in *Salvinia natans*: Interactive effects of oxygen availability and nitrogen source. *Environ Exp Bot*, 2009, 66: 153–159
- [25] Wang D-S(王东升), Zhang Y-L(张亚丽), Chen S(陈石), Duan Y-H(段英华), Shen Q-R(沈其荣). Response of root growth of rice genotypes with different N use efficiency to enhanced nitrate nutrition. *Plant Nutr Fert Sci* (植物营养与肥料学报), 2007, 13(4): 585–590 (in Chinese with English abstract)
- [26] Colmer T D. Long-distance transport of gases in plants: A perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell Environ*, 2003, 26: 17–36
- [27] Kirk G J. Plant-mediated processes to acquire nutrients: Nitrogen uptake by rice plants. *Plant Soil*, 2001, 232: 129–134
- [28] Maria S, Kapuganti J G, Robert D H. Nitrite-driven anaerobic ATP synthesis in barley and rice root mitochondria. *Planta*, 2007, 226: 465–474
- [29] Gao H-B(高洪波), Guo S-R(郭世荣), Wang T(汪天). Effect of root-zone hypoxia on NO_3^- -N, NH_4^+ -N and protein contents of muskmelon seedlings. *Acta Horti Sin* (园艺学报), 2004, 31(2): 236–238 (in Chinese with English abstract)
- [30] Insalud N, Bellr W, Colmer T D, Rerkasem B. Morphological and physiological responses of rice (*Oryza sativa*) to limited phosphorus supply in aerated and stagnant solution culture. *Ann Bot*, 2006, 98: 995–1004
- [31] Groot T T, Bodegom P M, Meijer H A, Harren F J. Gas transport through the root-shoot transition zone of rice tillers. *Plant Soil*, 2005, 277: 107–116
- [32] Xiang W-S(向万胜), Zhou W-J(周卫军), Gu H-H(古汉虎). Effects of oxygen-releasing peroxides such as CaO_2 on soil redox status and rice growth. *Acta Pedol Sin* (土壤学报), 1995, 33(2): 220–224 (in Chinese with English abstract)