

水稻旱涝交替胁迫叠加效应研究进展

郭相平,甄博,陆红飞

(河海大学南方地区高效灌排与农业水土环境教育部重点实验室,江苏南京 210098)

摘要:在暴雨较多的南方地区,采用节水灌溉后,水稻经常遭受干旱和淹水交替胁迫,现有研究多集中于旱或涝的单独胁迫,而对两种胁迫交替作用对水稻农艺和理化指标的研究较少。对旱、涝及其交替胁迫的研究进展进行了综述,认为交替胁迫的叠加效应,在不同的旱、涝胁迫组合条件下,既可能表现为联合效应,也可能表现为拮抗效应,可能削弱或加强水稻对后继旱涝胁迫的抵抗能力;若合理控制胁迫程度,可对水稻生长和产量产生有利影响。提出了有关旱涝交替胁迫叠加效应的产生机制、影响规律以及适宜水分控制指标阈值与灌排模式等方面需进一步深入研究的问题。

关键词:旱涝交替胁迫;叠加效应;节水灌排;水稻;综述

中图分类号:S274.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1006-7647(2013)02-0083-04

Research advances in pile-up effects of drought and waterlogging alternative stress on rice//GUO Xiangping, ZHEN Bo, LU Hongfei(*Key Laboratory of Efficient Irrigation-Drainage and Agricultural Soil-Water Environment in Southern China (Hohai University), Ministry of Education, Nanjing 210098, China*)

Abstract: Alternative stress of drought and waterlogging (ASDW) on rice is common under a water-saving irrigation mode in South China where rainstorms occur frequently. The current studies mainly focus on the effects of single drought or waterlogging rather than the pile-up effects of ASDW on agronomic and physiological traits. This paper summarizes the research progresses of drought and waterlogging stress. The pile-up effects of ASDW can produce antagonistic effects or combined effects under different combinations of drought and waterlogging. Under certain conditions, drought (waterlogging) might strengthen or weaken the resistance of waterlogging (drought) stress in the later stages. Reasonable combination of ASDW can improve grain yield. It is necessary to further study the mechanisms and influence laws of the pile-up effects of ASDW, threshold values of the water control, and irrigation and drainage modes.

Key words: ASDW; pile-up effects; water-saving irrigation and drainage; rice; review

1 现状与存在的问题

水稻遭受旱涝交替胁迫在我国南方地区是一种常见现象,究其原因,一是由于传统的水稻淹水灌溉模式已逐渐被节水灌溉模式所代替,灌水下限一般低于饱和含水率甚至田间持水率,会产生一定程度的干旱胁迫以减少作物腾发量和渗漏量;二是水稻生长期与雨季重合,期间暴雨较多。为提高雨水利用效率,减少灌排成本,农民往往在雨后保留较大水深,使水稻从干旱胁迫状态快速转向涝(淹水)胁迫(为表述方便,本文“旱、涝胁迫”与“干旱、淹水胁迫”含义相同),再由淹水胁迫逐渐转向干旱胁迫,即水稻受到旱涝交替胁迫影响。现有大部分节水灌溉模式,如控制灌溉、干湿交替灌溉等模式,在采用较低灌水下限的同时,一般采用较小的雨后蓄水深

度,避免干旱和淹水胁迫的交替出现^[1-2]。这种节水灌溉模式虽然降低了减产风险,但也造成灌排次数和灌排定额偏大,雨水利用率相应降低。如湖北某些地区,由于雨后蓄水深度较浅,现有节水灌溉模式下本田期排水量高达360~490 mm,而同期灌水量也达到290~640 mm^[3],加剧了水资源浪费和农田面源污染。因此,研究水稻对旱涝交替胁迫的响应规律,提出不同生育阶段适宜的旱涝控制指标,对提高雨水利用效率、减小灌排定额和农田氮磷负荷具有重要的理论和现实意义。

2 旱涝交替胁迫研究进展

2.1 干旱胁迫研究进展

水稻属半水生植物,理论上讲,对旱和涝均具有一定适应能力。目前国内外对水稻单一干旱或涝胁迫

基金项目:国家自然科学基金(51079042,50839002)
作者简介:郭相平(1968—),男,山东成人,教授,博士,主要从事节水灌排理论与技术研究。E-mail:xpguo@hhu.edu.cn
水利水电科技进展,2013,33(2) Tel:025-83786335 E-mail:jz@hhu.edu.cn http://kkb.hhu.edu.cn

的研究成果较多,国内尤其对干旱胁迫研究较多。现有成果表明,适度旱胁迫可减小田间渗漏和无效腾发量^[3-5],水稻灌溉定额降低,雨水利用效率提高。若旱胁迫程度控制合理,一般可获得高产,甚至高于传统淹灌处理,且能保持较高品质,如降低垩白度、提高整精米率等。旱胁迫所诱导的某些特征,如根系吸收能力提高、叶片生理活性的提高、抗倒伏能力增加等,有助于干旱胁迫结束后的补偿生长;适宜的干旱胁迫能够调控作物生长冗余,改变同化物在营养器官和籽粒之间的分配比例等。上述因素是现有水稻节水灌溉模式能够保持高产的主要原因。总体而言,目前国内水稻节水灌溉理论与技术研究,似乎更着重于通过控制灌溉供水,利用干旱胁迫减少农田耗水量以达到“节流”的目的,而对“开源”,即对提高雨水利用率的研究相对较少。所以目前所提出的水稻各类节水技术,也多称之为“节水灌溉技术”而非“节水灌排技术”,某种程度上反映出对稻田排水管理,尤其是雨后蓄水深度的影响研究重视不足,其主要表现为现有灌排管理中,所采用的雨后蓄水深度取值一般远小于耐淹水深以及洪涝试验的高产阈值^[3,6-9],基本属于单旱模式。

2.2 淹水胁迫研究进展

国内外有关水稻淹水胁迫研究,主要针对洪、涝引起的没顶或深度淹水条件而设计,或生产中洪、涝灾害后的田间调查^[9-16]。一般认为,深度淹水条件下,由于水中 O₂ 和 CO₂ 扩散率下降、光强不足、泥沙堵塞气孔等原因,使浸水叶片光合速率降低,体内同化物减少,进而抑制营养生长和生殖生长(如导致颖花退化、有效穗数和每穗实粒数减少等)、加重后期倒伏等,最终导致产量降低。但正常节水灌排模式下,由于灌水定额小,加上天气预报准确率不断提高,我国大部分稻作区 10 年一遇暴雨后稻田淹水深度一般不超过 250 mm,很少出现花药浸水情况;且由于稻田渗漏和腾发消耗,雨后水深逐渐降低,持续深淹亦不多见。因此,现有大部分没顶或长历时深度淹水胁迫的研究成果,其影响机理和程度,与节水灌排模式下的适度淹水胁迫差异很大,难以指导节水灌排实践。不仅如此,目前洪、涝胁迫研究中,水稻前期多为淹灌处理,即水稻经历了前期的淹水适应过程^[14-16],对后期涝和旱胁迫的反应,可能与前期受到干旱胁迫的处理有所不同。

2.3 交替胁迫的叠加效应及可能机制

某些情况下,水稻对旱、涝两种不同胁迫,可能表现出类似的响应特征,即一种胁迫诱导出的生理、农艺等性状的变化,可能弱化另外一种胁迫所产生的不利影响,其叠加效应表现出“相克”的特征,若

能合理调控,可减少旱、涝胁迫的不利影响。例如,旱胁迫处理下,水稻根量增加,活力提高^[17-19],可减轻淹水胁迫的不利影响。干旱胁迫导致茎秆延伸生长减缓,基部粗壮,叶片开张角度变小,这些都是耐淹水稻所具有的特征^[20]。干旱胁迫首先抑制细胞延伸生长,其次是抑制光合作用,而生长抑制会导致植株体内可溶性糖浓度增加和同化物堆积,可为淹水期间水稻代谢提供更多的能源物质,理论上有助于提高水稻的耐淹能力^[21]。淹水胁迫的水稻,由于体内高浓度乙烯的促进作用,茎秆伸展速度加快,机械强度降低,容易引起后期的倒伏而减产,而旱胁迫能够抑制节间延伸生长,增加茎秆强度和抗倒伏能力^[3],对淹水胁迫的不利影响具有一定的拮抗效应。旱后淹水可以增加土壤铵态氮的供应能力,改变铵态氮与硝态氮的比例,可能对水稻生长有利^[22];淹水后适度旱胁迫也可以改善土壤还原状况,减轻还原物质对根系的毒害,提高根系吸收能力。淹水胁迫还可以抑制部分节水灌溉模式下旱生杂草数量^[23],对水稻生长产生积极作用。因此,旱涝交替胁迫,在某些方面具有拮抗作用,可以降低彼此的不利影响。

干旱胁迫与淹水胁迫毕竟属于不同胁迫,旱(涝)胁迫而诱导产生的生理和生化特征,可能加剧后期涝(旱)胁迫对水稻的抑制和破坏作用。如淹水条件下水稻根系的厌氧环境会促进乙烯的生成和积累,促进通气组织的形成^[24],而干旱会抑制根尖细胞伸长,延迟水稻根系通气组织分化,叶片气腔减小^[25-26]。因此,前期干旱可能降低水稻地上部分向根系输送氧气的的能力,导致后继耐涝能力下降;旱涝均导致细胞膜的损伤,其叠加效应可能加剧细胞生理活性的降低等。这些不利性状的叠加可能会表现为联合效应,加剧单一胁迫的危害性。郭相等^[27]的研究还表明,干旱胁迫所诱导的某些超越补偿效应,如根系活力的增加、叶片光合速率的提高等,并非出现在胁迫期间而是在胁迫结束后,且仅发生于胁迫期间或胁迫后的新生根系、叶片上。直接遭受胁迫的器官,在胁迫解除后,生理活性的超越补偿效应则鲜有出现。因此,交替胁迫模式下,由旱(涝)胁迫快速转换为涝(旱)胁迫,原来单一模式下的补偿效应或者超越补偿效应能否出现或补偿程度如何,尚不明确,而胁迫的补偿效应曾被认为是作物能够获得较高产量的主要原因^[27]。

国内有关旱涝交替胁迫的补偿效应研究不多。郭相等^[28-29]提出了水稻“蓄水控灌”的概念,对水稻旱涝交替胁迫进行了探讨,小区试验发现在保持现有节水灌溉模式较低的灌水下限的情况下,适当

增加雨后蓄水深度,产生一定程度的旱涝交替胁迫,能增加雨水利用率,减少灌排次数,在水稻无显著减产的前提下,灌排水量和次数则显著减少,节水、省工、减排效果显著;但旱、涝胁迫程度组合不当,则出现减产。作物尺度上的研究发现,交替胁迫模式下,旱胁迫对水稻叶片生理活性的抑制作用大于涝胁迫^[30],表现为复水后淹水深度较浅处理的水稻,叶片光合速率、根系活力等指标较干旱胁迫时有所提高,但深度淹水处理则继续下降。这说明,水稻对淹水具有更好的适应性,目前节水灌溉模式所采用的雨后蓄水深度可以再适当提高。但旱涝交替胁迫处理增加了减产风险,只有将旱、涝胁迫控制在一定范围内,才能获得较高的效果,目前的研究成果尚显不足。

3 需要进一步研究的理论与技术问题

a. 旱涝交替胁迫叠加效应的发生及其影响规律。需要进一步弄清旱涝交替胁迫模式下水稻生长发育和产量指标变化规律,尤其是旱(涝)胁迫的诱导性状在涝(旱)胁迫状态下的变化规律;旱、涝胁迫的拮抗与联合效应,尤其是前期旱(涝)胁迫对水稻后继耐涝(旱)能力的影响规律,为确定适宜的灌排指标提供理论和技术支撑。

b. 旱涝交替胁迫叠加效应的产生机制。需要探讨旱涝交替胁迫模式下,与生长和产量相关的生理生化指标(如酶与内源激素、根系活力、氮代谢、可溶性糖)与同化物分配的变化规律,阐明叠加效应的生理(化)机制;引入生物学理论,加强对水稻根、茎、叶的解剖学结构特征变化规律的研究,重点分析通气组织结构特征对根际土壤氧化还原环境、氮素形态转化和植株氮代谢的影响等,弄清叠加效应的解剖学机理;研究冠层参数(叶倾角、消光系数、叶面积垂直分布)变化规律及其对冠层光能截获的影响,阐明叠加效应的栽培学机制等。上述成果可为选择适宜的控制指标提供理论依据。

c. 适宜的水分控制指标阈值与灌排模式。水稻产量对旱涝交替胁迫的反应是一个综合过程,需要分析旱涝交替胁迫下水稻需(耗)水量、雨水利用效率、产量品质的变化规律,筛选各生育阶段不同旱、涝控制指标组合,寻找节水高效旱、涝阈值,提出蓄水控灌的高效灌排指标,提出适于南方多雨地区蓄水控灌的节水灌排模式。

参考文献:

[1] 江苏省水利厅. 水稻高产节水灌溉新技术[M]. 南京: 南京出版社,1998.
[2] 俞双恩,彭世彰,王士恒,等. 控制灌溉条件下水稻的群

体特征[J]. 灌溉排水, 1997, 16 (2): 20-23. (YU Shuangen, PENG Shizhang , WANG Shiheng, et al. The colony characteristics of rice under control irrigation condition[J]. Irrigation and Drainage, 1997, 16 (2): 20-23. (in Chinese))
[3] 张祖莲,薛继亮. 水稻间歇灌溉试验研究[J]. 节水灌溉, 2001 (6): 23-24. (ZHANG Zulin, XUE Jiliang. Experimental study on intermittent irrigation for paddy [J]. Water Saving Irrigation, 2001 (6): 23-24. (in Chinese))
[4] 季飞,付强,王克全,等. 不同水分条件对水稻需水量及产量影响[J]. 灌溉排水学报, 2007, 26 (5): 82-85. (JI Fei, FU Qiang, WANG Kequan, et al. Effects of different water supply on water demand and yield of rice [J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2007, 26 (5): 82-85. (in Chinese))
[5] 蔡亮. 持续中度水分胁迫对水稻耗水量和产量的影响[J]. 节水灌溉, 2010 (6): 23-24. (CAI Liang. Influence of continuous moderate water stress on water consumption and yield of rice[J]. Water Saving Irrigation, 2010, (6): 23-24. (in Chinese))
[6] 王成瑗,王伯伦,张文香,等. 土壤水分胁迫对水稻产量和品质的影响[J]. 作物学报, 2006, 21 (1): 131-137. (WANG Chengai, WANG Bolun, ZHANG Wenxiang, et al. Effects of water stress of soil on rice yield and quality [J]. Acta Agronomica Sinica, 2006, 21 (1): 131-137. (in Chinese))
[7] 高德友,赵新华,段祥茂,等. 抽穗期洪涝对水稻产量及其构成因素的影响[J]. 耕作与栽培, 2001, 12 (5): 31-35. (GAO Deyou, ZHAO Xinhua, DUAN Xiangmao, et al. The heading stages flooding impact on rice yield and component factors [J]. Tillage and Cultivation, 2001, 12 (5): 31-35. (in Chinese))
[8] 田小海,龚信文,工藤哲夫,等. 水稻在涝渍条件下的产量形成试验初报[J]. 湖北农学院学报, 2000, 20 (4): 289-291. (TIAN Xiaohai, GONG Xinwen, KUDO T, et al. Study on the yielding process of rice under waterlogged conditions [J]. Journal of Hubei Agricultural College, 2000, 20 (4): 289-291. (in Chinese))
[9] SHARMA A R, GHOSH A. Submergence tolerance and yield performance of lowland rice as affected by agronomic management practices in eastern India[J]. Field Crops Research, 1999, 63 (3): 187-198.
[10] PATHAK P K, BORH P, SHARMA K K, et al. Genetic parameters correlation and selection response for submergence tolerance in rice [J]. Acta Agriculture Universities Henanensis, 1998, 32 (3): 227-232.
[11] KOTERA A, NAWATA E. Role of plant height in the submergence tolerance of rice: a simulation analysis using an empirical model[J]. Agricultural Water Management, 2007, 89 (1): 49-58.
[12] RAM P C, SINGH B B, SINGH A K, et al. Submergence tolerance in rainfed lowland rice: physiological basis and

- prospects for cultivar improvement through marker-aided breeding[J]. Field Crops Research, 2002, 76(2): 131-152.
- [13] GOMOSTA A R, QUAYYUM H A, HAQUE M Z. Growth behaviour of floating rice under flooded and non-flooded conditions[J]. India Plant Physiol, 1993, 36(3): 155-158.
- [14] BRAMLEY H, TURNER D W, TYERMAN S D, et al. Water flow in the roots of crop species: the influence of root structure, aquaporin activity, and waterlogging[J]. Advances in Agronomy, 2007, 96(2): 133-196.
- [15] AZUMA T, OKITA N, NANMORI T, et al. Changes in cell wall-bound phenolic acids in the internodes of submerged floating rice[J]. Plant Production Science, 2005, 8(4): 441-446.
- [16] SURALTA R R, YAMAUCHI A. Root growth, aerenchyma development, and oxygen transport in rice genotypes subjected to drought and waterlogging[J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 64(1): 75-82.
- [17] 蔡昆争, 吴学祝, 骆世明, 等. 不同生育期水分胁迫对水稻根系活力、叶片水势和保护酶活性的影响[J]. 华南农业大学学报, 2008, 29(2): 7-10. (CAI Kunzheng, WU Xuezhong, LUO Shiming, et al. Effects of water stress at different growth stages on root activity, leaf water potential and protective enzymes activity in rice[J]. Journal of South China Agricultural University, 2008, 29(2): 7-10. (in Chinese))
- [18] 彭世彰, 郝树荣, 刘庆, 等. 节水灌溉水稻高产优质成因分析[J]. 灌溉排水学报, 2000, 19(3): 3-6. (PENG Shizhang, HAO Shurong, LIU Qing, et al. Study on the mechanisms of yield raising and quality improving for paddy rice under water saving irrigation[J]. Irrigation and Drainage, 2000, 19(3): 3-6. (in Chinese))
- [19] 郝树荣, 郭相平, 王为木, 等. 水稻分蘖期水分胁迫及复水对根系生长的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2007, 25(1): 150-153. (HAO Shurong, GUO Xiangping, WANG Weimu, et al. Effects of water stress in tillering stage and re-watering on rice root growth[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2007, 25(1): 150-153. (in Chinese))
- [20] 李阳生. 水稻耐淹涝的生理机理与遗传学基础[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 1999.
- [21] SARKAR R K, DE R N, REDDY J N, et al. Studies on the submergence tolerance mechanism in relation to carbohydrate, chlorophyll and specific leaf weight in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Physiology, 1996, 149(5): 623-625.
- [22] 李勇, 周毅, 尹晓明, 等. 不同形态氮素对水稻和旱稻响应水分胁迫的影响[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2006, 34(5): 97-103. (LI Yong, ZHOU Yi, YIN Xiaoming, et al. Effect of different N forms on the response of paddy and upland rice plants to water stress[J]. Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry: Natural Science Edition, 2006, 34(5): 97-103. (in Chinese))
- [23] 焦春海. 早期淹水对稗草的防除效果以及对直播水稻生长和产量的影响[J]. 湖北农业科学, 1994, 33(4): 1-4. (JIAO Chunhai. Early flood of barnyardgrass control effect and impact on of live rice growth and yield[J]. Hubei Agricultural Sciences, 1994, 33(4): 1-4. (in Chinese))
- [24] JORDAN W R, MORGAN P W. Ethylene biosynthesis during aerenchyma formation in roots of maize subjected to mechanical impedance and hypoxia [J]. Plant Physiology, 1996, 112(4): 1679-1685.
- [25] 卢向阳, 彭丽莎, 唐湘如, 等. 早稻早育秧形态、组织结构和生理特性[J]. 作物学报, 1997, 23(3): 360-369. (LU Xiangyang, PENG Lisha, TANG Xiangru, et al. Studies on the morphology, tissue structure and physiological characteristics of early rice (*Oryza sativa* L.) seedlings raised in dry nursery[J]. Acta Agronomica Sinica, 1997, 23(3): 360-369. (in Chinese))
- [26] 封克, 司江英, 汪晓丽, 等. 不同水分条件下水稻根解剖结构的比较分析[J]. 植物营养与肥料学报, 2006, 12(3): 346-351. (FENG Ke, SI Jiangying, WANG Xiaoli, et al. Comparative analysis on rice root anatomical structure under different soil moisture[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2006, 12(3): 346-351. (in Chinese))
- [27] 郭相平, 张烈君, 王琴, 等. 作物水分胁迫补偿效应研究进展[J]. 河海大学学报: 自然科学版, 2005, 33(6): 634-637. (GUO Xiangping, ZHANG Liejun, WANG Qin, et al. Advances in compensatory effects response to water stress[J]. Journal of Hohai University: Natural Sciences, 2005, 33(6): 634-637. (in Chinese))
- [28] 郭相平, 袁静, 郭枫. 水稻蓄水-控灌技术初探[J]. 农业工程学报, 2009, 25(4): 70-73. (GUO Xiangping, YUAN Jing, GUO Feng. Preliminary study on water-catching and controlled irrigation technology of rice[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2009, 25(4): 70-73. (in Chinese))
- [29] 郭以明, 郭相平, 樊峻江, 等. 蓄水控灌模式对水稻产量和水分生产效率的影响[J]. 灌溉排水学报, 2010, 29(3): 61-64. (GUO Yiming, GUO Xiangping, FAN Junjiang, et al. Grain yield and water production efficiency of "rain-water storage and controllable irrigation (RSCI) mode" of rice [J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2010, 29(3): 61-64. (in Chinese))
- [30] 郭相平, 袁静, 郭枫, 等. 旱涝快速转换对分蘖后期水稻生理特性的影响[J]. 河海大学学报: 自然科学版, 2008, 36(4): 516-519. (GUO Xiangping, YUAN Jing, GUO Feng, et al. Effects of rapid shift from drought to waterlogging stress on physiological characteristics of rice in late tillering stage [J]. Journal of Hohai University: Natural Sciences, 2008, 36(4): 516-519. (in Chinese))

(收稿日期: 2012-06-20 编辑: 熊水斌)