

杂交稻生育后期叶片衰老频度及其关联因素研究

李木英, 石庆华, 郑伟, 潘晓华, 谭雪明

(作物生理生态与遗传育种教育部重点实验室/农业部双季稻生理生态与栽培重点开放实验室, 江西省作物生理生态与遗传育种重点实验室, 江西农业大学农学院, 江西 南昌 330045)

摘要: 为了探讨叶片衰老表现型及其影响的相关因素, 为水稻抗早衰栽培技术及抗早衰新品种选育提供依据, 选用了 18 个杂交稻组合, 抽穗后常规水分和限水管理, 探讨供试组合叶面积、叶干重、叶绿素含量 (SPAD 值)、叶片 N 含量等性状衰减类型和衰老频度。结果表明, 供试组合叶面积、叶干重、叶片 N 含量、叶绿素含量表现 3 种衰减类型, 强衰减型组合 (A 型)、次强衰减型组合 (B 型) 和慢衰减型组合 (C 型)。A 型和 C 型组合不同年份叶衰老性状表现较稳定, B 型组合在不同年份的某些性状表现衰减加剧或减缓, 衰减变化程度不同组合表现不尽相同。叶绿素衰减与叶片 N 素和根系伤流的衰减极显著正相关。叶片 N 含量的衰减、叶片的衰老频度与根系伤流下降率和茎鞘叶物质输出率极显著正相关。认为衰老频度涵盖灌浆结实期单位时间内高效叶面积、叶干重、叶绿素含量 3 个指标的下降率, 可作为评估叶片早衰程度的指标; 杂交稻后期叶片衰老存在不同类型, 叶片的衰老频度受根系活力的衰减和源器官物质转运率的影响。

关键词: 杂交稻; 叶片; 衰老频度; 衰老类型; 关联因素

中图分类号: S511.01 文献标志码: A 文章编号: 1000-2286(2010)06-1081-08

A Study on the Leaf Senescence Type and Its Influencing Factors in Hybrid Rice during Grain Filling Stage

LIM u-ying SHI Q ing-hua ZHENG W ei, PAN X iao-hua TAN Xuem ing

(Key Laboratory of Crop Physiology Ecology and Genetic Breeding Ministry of Education, Key Laboratory of Physiology, Ecology and Cultivation of Double Cropping Rice, Ministry of Agriculture, PRC; Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding of Jiangxi Province, College of Agronomy, JXU, Nanchang 330045, China)

Abstract The pattern and impacting factors of leaf senescence were studied to provide the reference for the planting technology and breeding to resist premature senescence in rice. Eighteen of hybrid rice combinations were used. The limited and conventional irrigation managements were compared after the heading of rice. The decline percentage of leaf area, dry weight, N content, and chlorophyll content (SPAD value) were determined so as to approach to leaf senescence and senescent frequency. There were three types of decline patterns: rapid decline (type A), intermediate decline (type B), and slow decline (type C). The leaf senescence indicators in type A and C exhibited consistent. Some indicators in type B changed at different

收稿日期: 2010-06-30 修回日期: 2010-10-26

基金项目: 科技部十一·五科技支撑计划重大项目 (2006BAD02A04)、国家自然科学基金 (30860317) 和江西省教育厅 (GJJ09168) 资助

作者简介: 李木英 (1953-), 女, 研究员, 主要从事作物栽培与生理生态研究, E-mail: myli53@yahoo.com.cn

speed during different years and decline degrees varied. Positive correlation was found between the decline rates of chlorophyll and N contents in leaves and xylem sap of roots. The decreasing rates of N content in leaves senescent frequency were positively related with the matter output ratio of culm, sheath and leaves and xylem sap of roots. The senescent frequency including the decline rate of leaf area, dry matter and chlorophyll content at the early filling phase can be used as an indicator of premature senescence. Leaf senescence of hybrid rice showed different patterns during the grain filling stage. The senescent rate was affected by the decrease of root activities and matter output ratio of culm, sheath and leaves. The stress of limited irrigation speeded up the course of leave senescence.

Key words hybrid rice; leaves; senescence type; relationship factor; senescent frequency

早衰是水稻生育后期代谢机能过早衰退的一种生理现象, 杂交稻尤为普遍, 是限制杂交稻产量进一步发挥的重要障碍, 水稻早衰最明显的标志是叶片过早枯黄, 光合生理机能显著衰退, 严重影响稻谷产量和品质。有研究者理论上推算, 在水稻成熟高峰时期叶片寿命延长 1 d 可增产 2%^[1]。因此, 水稻生育后期叶片光合作用能否满足籽粒灌浆需求并与之同步兴衰是实现高产乃至超高产的关键^[2]。水稻叶片衰老速率除受到遗传因子决定外, 在很大程度上受到环境因素的影响, 如温度、水分、光照、营养胁迫以及植物生长调节剂和病原体侵染、或各因素间复杂作用的结果^[3-8]。水稻叶片早衰受根系调控, 根系早衰引发了叶片早衰, 根系早衰导致剑叶膜脂过氧化作用增加, 清除活性氧能力下降; 剑叶叶绿素和蛋白质含量的迅速降解, 是叶片衰老的重要原因之一^[9-12]; 水稻叶片衰老受 ZRs 和 ABA 调控, 早衰与 ZRs 含量的下降和 ABA 含量的上升密切相关^[12-13]; 水稻叶片衰老还受到源库矛盾影响^[14-16]。水稻叶片早衰的原因复杂, 但已有研究并未对水稻叶片衰老过程的表现型和如何评估衰老程度进行探讨, 不同水稻组合叶片衰老具体表现型尚不是很清楚。本研究从水稻不同组合生育后期叶面积、叶干重、叶绿素、叶 N 含量等衰减表现的速率、节奏切入, 探讨叶片衰老频度及关联的因素, 旨在为抗旱栽培技术措施的制定及抗旱新品种选育提供依据。

1 材料与方 法

1.1 供试组合及田间栽培管理

试验于 2007—2008 年晚季在江西农业大学科技园进行, 选用当前生产上应用的 18 个杂交稻组合, 两年结果趋势基本一致, 本文利用 2008 年研究数据进行分析。试验分 2 批播种, 两优培九、荃两优 9 号、协优 9308 于 6 月 2 日播种, 中优 838、天优 998、中优 253、两优 6326、隆平 601、德农 316、丰优丝苗、淦鑫 688、协和 7 号、特优 009、特优 175、新叶 216、C 两优 396、汕优 63、II 航优 2 号等组合 6 月 10 日播种, 7 月 1 日移栽, 栽插规格为 16.7 cm × 23.3 cm, 25.5 万蔸/hm²。施肥水平为纯 N 180 kg/hm²、P₂O₅ 90 kg/hm²、K₂O 180 kg/hm², 除磷肥作基肥 1 次施入外, 氮肥基肥占总氮量的 50%, 分蘖肥占 10%, 穗肥占 40%; 钾肥分 2 次施, 分蘖肥占 60%, 穗肥占 40%。

1.2 水分处理

试验分 2 个大区, 前中期水分管理一致, 抽穗期以后 1 个大区采用常规水分管理 (CK), 另 1 个大区限水胁迫 (T) 处理。常规水分管理 (CK) 采用间歇灌溉方式, 田间灌水 2 cm 左右, 自然落干后 2 d 后再灌 2 cm 水深, 如此循环, 干湿交替, 收割前 1 周断水; 限水胁迫 (T) 处理于抽穗期排干田间水层, 土壤逐渐落干, 使得土壤水势保持在 -20~-25 kPa, 土壤水势低于 -25 kPa 时灌 1 次跑马水, 田间不见水层, 水过即放, 期间灌跑马水 3 次。试验采用随机区组排列, 3 次重复, 小区面积为 8 m², 小区间筑土埂隔开以防止串水, 土埂高、宽各 20 cm, 通过围沟和中沟各小区单独排灌。其它管理一致。

1.3 主要测定内容及方法

抽穗期 (抽穗 50%) 开始测定叶片各指标, 叶绿素含量用 SPAD-502 叶绿素仪测定, 3 d 1 次随机测定倒 1、2、3 叶 30 片, SPAD 值表示叶绿素相对含量; 叶面积采用小样干重法测定; 叶片全氮含量用 FOSS-2300 型全自动定 N 仪测定。由于不同组合间存在个体生物量产值、叶色等差异, 采用各指标衰减的相对值 (百分率), 抽穗期指标为基数。主要指标计算方法如下:

叶面积下降率 (%) = (抽穗期叶面积 - 取样时叶面积) / 抽穗期叶面积 × 100

叶干重下降率 (%) = (抽穗期叶干重 - 取样时叶干重) / 抽穗期叶干重 × 100

叶绿素含量下降率 (%) = (抽穗期 SPAD 值 - 取样时 SPAD 值) / 抽穗期 SPAD 值 × 100

叶片含 N 量下降率 (%) = (抽穗期叶片含 N 量 - 取样时叶片含 N 量) / 抽穗期叶片含 N 量 × 100

衰老频度 = 叶面积下降率 × 叶干重下降率 × 叶绿素下降率 / 抽穗后时间。

2 结果与分析

2.1 叶片性状衰老类型

2.1.1 叶面积衰减 试验表明, 抽穗后叶面积衰减率表现出明显的组合间差异。根据各组合叶面积下降率的幅度, 叶面积衰减型大致可分为 3 个类型, 强衰减型组合 (以下简称 A 型) 有天优 998、淦鑫 688、丰优丝苗、汕优 63、两优培九, 抽穗 15 d 叶面积下降率, CK 为 11% 左右、T 为 12.64% ~ 15.90%, 抽穗 30 d 时 CK 为 24.40% ~ 28.00%、T 为 28.90% ~ 33.13%。次强衰减型组合 (以下简称 B 型) 有中优 838、中优 253、特优 009、特优 175、新叶 216、II 优航 2 号, 抽穗 15 d 叶面积下降率, CK 为 8.00% 左右、T 为 8.88% ~ 11.06%, 抽穗 30 d 时 CK 为 18.99% ~ 20.32%、T 为 20.26% ~ 25.98%。慢衰减型组合 (以下简称 C 型) 有两优 6326、隆平 601、德农 316、C 两优 396、协禾 7 号、笨两优 9 号和协优 9308, 抽穗 15 d 叶面积下降率, CK 为 6.00% 左右、T 为 7.88% ~ 9.42%, 抽穗 30 d 时 CK 为 15.23% ~ 17.23%、T 为 19.35% ~ 21.08%。图 1 表明, 抽穗 15 d 后不同类型组合之间叶面积衰减频率迅速拉大。限水胁迫处理, 加速叶面积衰减速率。抽穗 30 d 常规水分管理条件下 (CK), A、B、C 3 种类型组合叶面积下降率平均 26.00%、18.98% 和 15.79% 左右, 限水胁迫后各组合间提高叶面积下降率 1% ~ 5%。

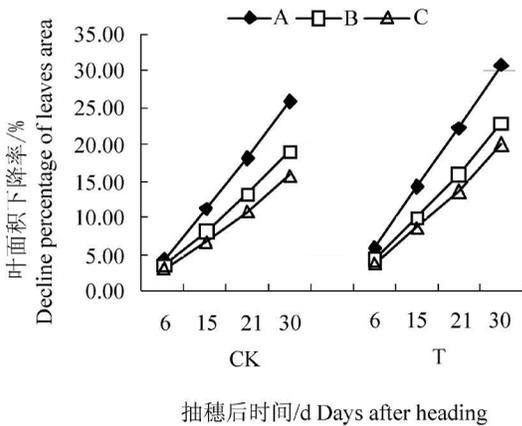


图 1 不同组合类型叶面积下降率

Fig 1 The decline percentage of leaves area of different combination types

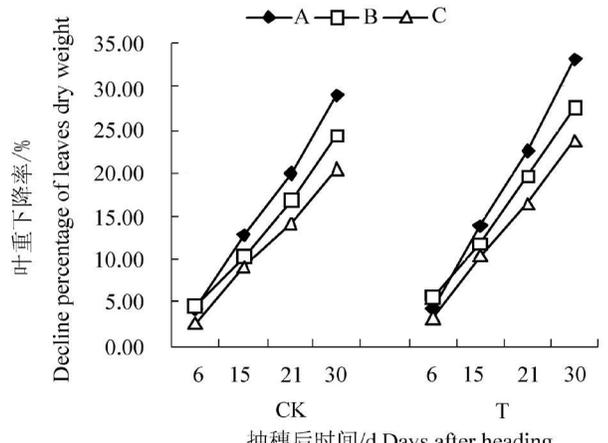


图 2 不同组合类型叶重下降率

Fig 2 The decline percentage of leaves dry weight in different combination type

2.1.2 叶重衰减 随着衰老进程推进, 在叶面积衰减的同时, 叶重不断下降, 叶重衰减与叶面积衰减趋势基本一致。A 型组合有天优 998、淦鑫 688、丰优丝苗、汕优 63、两优培九、协优 9308, 抽穗 15 d 叶重下降率, CK 为 11.85% ~ 14.43%、T 为 12.08% ~ 15.47%, 抽穗 30 d 叶重下降率, CK 为 25.70% ~ 31.53%、T 为 29.83% ~ 37.04%。B 型组合有中优 838、中优 253、特优 175、II 优航 2 号、笨两优 9 号, 抽穗 15 d 叶重下降率, CK 为 9.39% ~ 12.62%、T 为 9.18% ~ 14.89%, 抽穗 30 d 叶重下降率, CK 为 21.55% ~ 28.63%、T 为 21.37% ~ 32.07%。C 型组合有两优 6326、德农 316、隆平 601、特优 009、新叶 216、C 两优 396、协禾 7 号, 抽穗 15 d 叶重下降率, CK 为 7.22% ~ 11.55%、T 为 7.63% ~ 14.35%, 抽穗 30 d 叶重下降率, CK 为 18.91% ~ 22.45%、T 为 19.25% ~ 27.78%。图 2 表明, 限水胁迫处理对干重下降率的影响在抽穗 15 d 后明显加大, 抽穗 30 d 常规水分管理条件下 (CK), A、B、C 3 种类型组合叶重下降率平均分别为 29.02%、24.17% 和 20.09%, 限水胁迫后提高叶重下降率 3.33% ~ 4.00%。不同组合对限水胁迫的敏感性差异较大, 抽穗 30 d 限水胁迫提高干重下降率, A 型组合中两优培九为 3.98%, 其中天优 998 和丰优丝苗分别提高 5.51% 和 5.41%; B 型组合中隆平 601、新叶 216 分别提高下降率达 5.17% 和 5.07%。

其它组合在 3% ~ 4%；C 型组合德农 316 提高下降率 6.26%，其余组合 2% ~ 3%。淦鑫 688 对限水胁迫的耐性相对较高，德农 316 新叶 216 隆平 601 天优 998 丰优丝苗、协优 9308 和中优 253 等组合易受影响。

2.1.3 叶片 N 素流失 图 3 可见，抽穗至成熟期叶片 N 素流失有近 50%、或更多，抽穗 15 d A 型和 B 型间差异小，常规水管理 (CK) 15% 左右，限水处理 (T) 20% 左右，抽穗 20 d 后急速衰减，类型间差异增大。A 型组合有中优 838 淦鑫 688 特优 175 汕优 63 Ⅱ优航 2 号，抽穗 15 d 叶片 N 下降率，CK 为 13.33% ~ 20.09%，T 为 18.40% ~ 24.69%；抽穗 30 d 叶片 N 下降率，CK 为 50.73% ~

60.50%，T 为 56.58% ~ 60.81%。B 型组合有天优 998 中优 253 丰优丝苗、特优 009 新叶 216 两优培九、荃两优 9 号，抽穗 15 d 叶片 N 下降率，CK 为 14.78% ~ 19.36%，T 为 15.15% ~ 28.83%；抽穗 30 d 叶片 N 下降率，CK 为 39.52% ~ 52.94%，T 为 47.94% ~ 61.60%。C 型组合有德农 316 两优 6326 隆平 601 协禾 7 号、C 两优 396 协优 9308 抽穗 15 d 叶片 N 下降率，CK 为 10.41% ~ 15.25%，T 为 16.29% ~ 19.25%；抽穗 30 d 叶片 N 下降率，CK 为 40.04% ~ 50.61%，T 为 45.25% ~ 53.82%。中优 838 淦鑫 688 汕优 63 抽穗 21 d 后衰减增速快；德农 316 特优 175 两优培九、荃两优 9 号对限水胁迫相对更加敏感，抽穗 21 d 限水处理 N 衰减率分别高于常规水管理达 10.12%、13.92%、9.78%、7.00%；此外隆平 601 特优 009 C 两优 396 叶片 N 素对限水也较敏感。

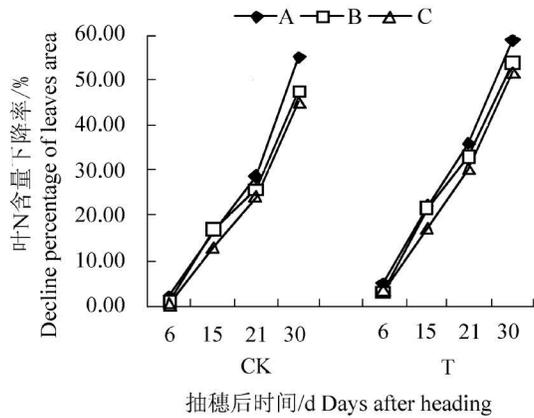


图 3 不同类型组合叶片 N 下降率

Fig 3 The decline percentage of N content in leaves of different combination type

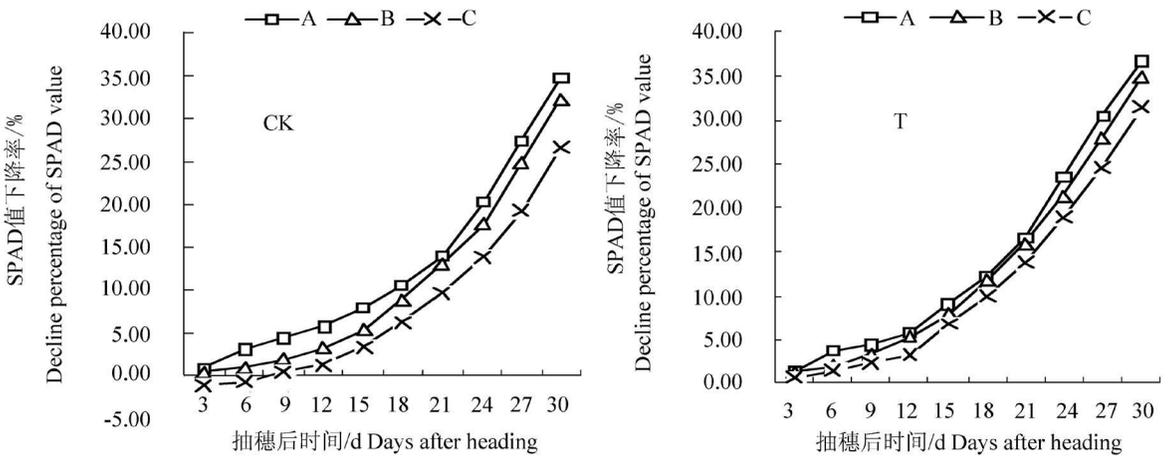


图 4 不同组合叶绿素衰减类型

Fig 4 Decline characteristic of chlorophyll of different type combination

2.1.4 叶绿素衰减 图 4 可见，抽穗后 12 d 以内，多数组合的叶绿素衰减缓慢，抽穗 21 d 后叶绿素衰减速率加剧，组合间存在明显差异。A 型组合有中优 838 中优 253 丰优丝苗、特优 009 两优培九、协优 9308 抽穗 15 d 叶绿素积下降率 CK 为 5.90% ~ 11.30%、T 为 4.14% ~ 13.05%，丰优丝苗最低，抽穗 30 d 叶面积下降率，CK 为 32.46% ~ 36.60%、T 为 32.21% ~ 38.77%。B 型组合有淦鑫 688 协和 7 号、特优 175 新叶 216 Ⅱ优航 2 号、汕优 63 荃两优 9 号，抽穗 15 d 叶绿素下降率，CK 为 3.74% ~ 9.69%、T 为 8.34% ~ 12.22%，抽穗 30 d 叶面积下降率，CK 为 31.99% ~ 34.08%，T 为 33.43% ~ 37.42%。C 型组合有天优 998 两优 6326 隆平 601 C 两优 396 德农 316 抽穗 15 d 叶绿素下降率，CK 为 0.98% ~ 4.65%、T 为 3.33% ~ 8.62%，抽穗 30 d 叶绿素下降率，CK 为 24.70% ~ 29.59%、T 为 28.53% ~ 35.54%。限水胁迫提高 B、C 型组合叶绿素衰减速率更为明显，A、B 型组合限水胁迫后 (12~21 d) 叶绿素下降率接近，说明 B、C 型组合较 A 型组合对限水更敏感，其中两优 6326 德农 316 C 两优 396 Ⅱ优航 2 号对

限水胁迫最为敏感, 抽穗 15 d 限水胁迫提高叶绿素衰减率分别为 5.33%、3.97%、3.91%、4.59%; 抽穗 20 d 以后, 除上述组合外, 新叶 216 两优培九、协优 9308 号限水胁迫对叶绿素衰减率影响也较大; 限水对丰优丝苗叶绿素衰减影响极小。

2.1.5 叶片性状衰老综合表现型 研究表明, 多数组合叶片不同性状衰老表现型不尽一致, 也有的其中 2~3 个性状表现型一致, 1~2 个性状的表现型不一致。从表 1 可见, 水稻叶片的 4 个性状, 淦鑫 688 丰优丝苗、汕优 63 两优培九均有 3 个性状衰老表现为 A 型, 天优 998 中优 838 协优 9308 有 2 个性状衰老表现为 A 型, 两优 6326 德农 316 隆平 601 C 两优 396 的衰老表现均属 C 型; 其它组合叶性状衰老主要表现为 B 型, 个别性状表现为 A 型或 C 型。

表 1 叶性状不同衰老类型组合

Tab 1 Combination of different decline type on leaf character

性状 Leaf character	A 强衰减型 A Rapid decline type	B 次强衰减型 B Intermediate decline type	C 慢衰减型 C Slow decline type
叶面积 Leaves area	天优 998 淦鑫 688 丰优丝苗、 汕优 63 两优培九	中优 838 中优 253 特优 009 特优 175 新叶 216 II 优航 2 号	两优 6326 德农 316 隆平 601 协禾 7 号、C 两优 396 笨 两优 9 号、协优 9308
叶重 Leaves dry weight	天优 998 淦鑫 688 丰优丝苗、 汕优 63 两优培九、协优 9308	中优 838 中优 253 特优 175 II 优航 2 号、笨两优 9 号	两优 6326 德农 316 隆平 601 特优 009 协禾 7 号、新叶 216 C 两优 396
叶含 N 量 N content in leaves	中优 838 淦鑫 688 特优 175 汕优 63 II 优航 2 号,	天优 998 中优 253 丰优丝苗、 特优 009 新叶 216 两优培九、 笨两优 9 号;	两优 6326 德农 316 隆平 601 协禾 7 号、C 两优 396 协 优 9308
叶绿素 Chlorophyll	中优 838 中优 253 丰优丝苗、 特优 009 两优培九、协优 9308 号	淦鑫 688 协和 7 号、特优 175 新叶 216 II 优航 2 号、汕优 63 笨两优 9 号	天优 998 两优 6326 德农 316 隆平 601 C 两优 396

2.2 各组合叶片衰老频度及关联因素分析

2.2.1 衰老频度 水稻叶片的衰老是一系列生理指标的衰减, 最直观的表征是叶绿素含量、叶面积、叶重量的衰减, 研究表明, 不同组合在上述性状的生理指标上衰减特征存在差异 (表 1), 因而评估叶片衰老, 综合这 3 项指标, 可以明示衰老进程的速率和程度。表 2 可见, 不同组合衰老频度存在差异显著, 两优培九、天优 998 中优 838 中优 253 淦鑫 688 丰优丝苗、汕优 63 等组合, 抽穗 15~20 d 衰老频度显著高于其它组合, 此后衰老频度持续高位, 表现了易早衰特性; 此外, 除丰优丝苗在抽穗 15 d 之前对限水处理不敏感外, 其它组合对限水处理都较敏感。叶片性状衰老都属 C 型的两优 6326 隆平 601 德农 316 C 两优 396 抽穗后各阶段衰老频度都显著低于其它组合, 虽然这类组合多数对限水相对敏感, 限水胁迫明显加快了其衰老节奏, 但其衰老频度一般都还是低于 A 类组合, 表现了耐早衰特性。叶片性状衰老表现不尽一致的组合, 衰老频度一般介于以上两类组合之间, 在不同栽培条件下, 这些组合的衰老频度可能差异较大, 易受外界条件影响, 不同年份间存在差异, 如协优 9308 在 2007 年衰老频度低于 2008 年^[17]。表 2 还可见, 两优培九进入灌浆期间, 叶片衰老频度较大, 说明衰老节奏较快, 该组合多认为是一个易早衰组合; 而淦鑫 688 灌浆前期叶片衰老频度低, 说明此时衰老节奏较慢, 灌浆 15~21 d 这段时间加快了衰老节奏, 因而衰老频度陡增。可见表 2 中衰老频度, 反映了各组合在灌浆不同阶段、以及受到限水胁迫后所表现的衰老节奏, 对水稻后期叶片衰老程度进行了量化, 初步认为, 抽穗 15~20 d 叶片衰老频度达 50~150 为早衰表现。

表 2 抽穗后叶衰老频度
Tab 2 Senescent frequency of Leaves after heading

组合 Combination	CK				T			
	6 d	15 d	21 d	30 d	6 d	15 d	21 d	30 d
两优培九 Lianyoupeijiou	5	101	221	823	11	149	429	1 212
丰优丝苗 Fengyousimiao	7	55	240	845	6	56	326	1 178
天优 998 Tianyou998	8	45	176	823	29	91	294	1 276
中优 838 Zhongyou838	9	50	183	663	24	81	318	948
中优 253 Zhongyou253	15	46	153	547	25	82	221	853
淦鑫 688 Ganxin688	- 2	8	179	718	3	44	314	1 054
汕优 63 Shanyou63	2	34	170	675	2	67	264	983
协优 9308 Xieyou9308	5	51	139	598	11	80	287	872
笨两优 9号 Benlianyou9	3	45	126	440	5	79	191	657
特优 175 Teyou175	7	39	165	501	10	50	241	731
协禾 7号 Xiehe7	4	36	105	373	4	60	175	585
特优 009 Teyou009	4	37	161	386	4	43	204	465
新叶 216 Xinye216	2	15	108	458	9	47	215	729
II 优航 2号 Ilyouhan2	1	26	114	424	1	67	233	693
德农 316 Denong316	- 2	22	93	290	3	65	249	639
隆平 601 Longpin601	- 2	17	70	279	4	40	136	495
C 两优 396 C liangyou396	- 1	9	52	245	1	29	105	402
两优 6326 Liangyou6326	- 1	3	54	275	0	37	132	473

2.2.2 衰老频度的关联因素 衰老频度反应了水稻后期叶片衰老程度,水稻叶片衰老频度与根、茎鞘和叶的生理因素相关联。图 5~7 表明,抽穗 15 d 水稻叶片的衰老频度与叶片 N 素衰减率极显著相关、与茎鞘叶物质输出率和根系伤流下降率显著正相关。说明后期叶片 N 素流失是影响叶片衰老的重要原因;茎、鞘、叶片中干物质的输出会加剧叶片衰老;根系伤流量的多少与根系生理活力相关,根系伤流量下降快,表明根系活力下降快,说明根系活力也是影响叶片衰老关联因素。要延缓叶片衰老,应保持旺盛的根系活力,茎鞘物质输出也要求适时和适量。

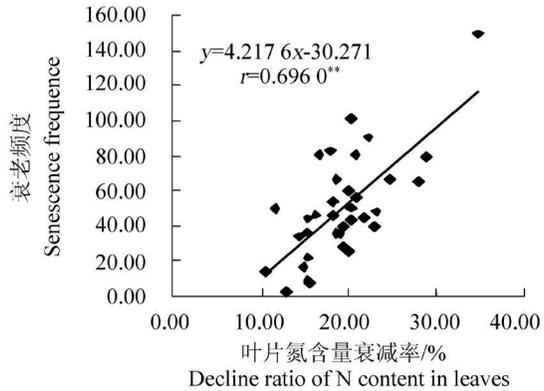


图 5 衰老频度与叶含 N 量的关系

Fig 5 Relationship between senescence frequency of leaves and decline percentage of N content in leaves

3 讨论

3.1 叶片衰老类型及衰老频度

水稻抽穗后,营养器官进入了衰老凋亡期,叶面积、叶重、叶片 N 含量和叶绿素含量开始量的衰减和功能衰退。本研究表明,水稻以上叶片性状的衰减,不同组合间表现明显差异,可大致为强衰减型(A型)、次强衰减型(B型)和弱衰减型(C型)。衰老节奏快的组合为易早衰组合,叶片性状衰减多为 A 型,衰老节奏慢的组合为耐衰老组合,叶片性状衰减多为 C 型,这两类组合衰老特性表现较稳定。介于这 2 种类型之间的组合,叶片性状衰减多表现为 B 型,不同年份的某些性状表现衰减加剧或减缓^[17],衰

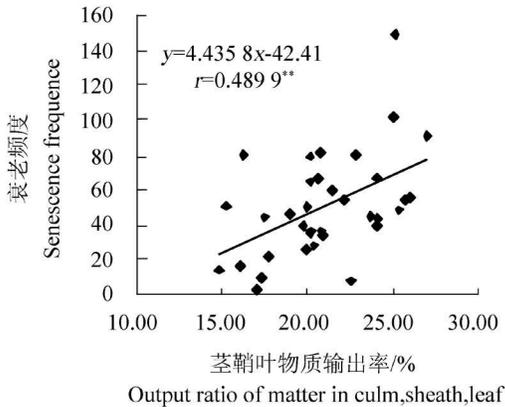


图 6 衰老频度与茎鞘叶物质输出率的关系

Fig 6 Relationship between senescence frequency of leaves and output ratio of matter in culm, sheath leaves

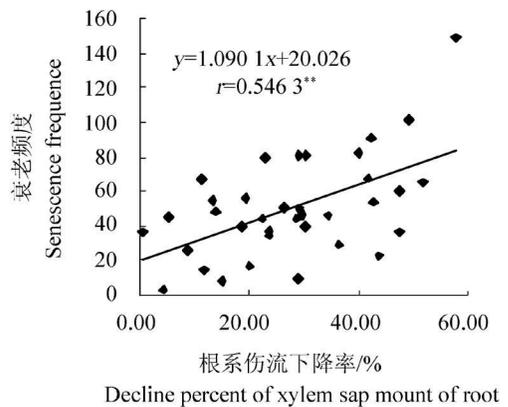


图 7 衰老频度与根系伤流量下降率的关系

Fig 7 Relationship between senescence frequency and decline percent of xylem sap amount of root

减变化程度不同组合表现亦不尽相同,说明此类组合衰老节奏对栽培条件敏感。同是易早衰组合,叶片各性状衰减程度也不尽相同,如天优 998 叶面积衰减快,中优 838 N 素和叶绿素衰减快,可见叶片的衰老表现,不同组合表现在叶的不同性状。限水胁迫加速叶的衰老,但各组合性状衰减速率表现不完全一致,如 A 类型组合丰优丝苗,限水加速叶重衰减,但叶片 N 含量和叶绿素含量衰减影响甚微;而 C 类型组合的德农 316 限水处理与其对照相比,加速了叶片 N 含量和叶绿素含量衰减,可见不同水稻叶片后期衰老表现的复杂性。本研究供试组合中天优 998、中优 838、丰优丝苗、汕优 63、两优培九和隆鑫 688 均为易早衰组合,其中天优 998 为叶面积早衰型、中优 838 为叶绿素早衰型;两优 6326、德农 316、隆平 601、协和 7 号、C 两优 396 为耐早衰组合。

由于水稻后期叶片衰老是多个性状的综合表现,为了掌握不同类型组合抽穗后叶片衰老节律,从而提前应对,避免发生早衰,有必要对叶片后期衰老特性进行量化评估,尤其是对灌浆前、中期叶片衰老特性有充分认识。衰老频度综合反映了后期各时期叶片衰老频率和程度,选择叶面积、叶重和叶绿素含量 3 个性状的日衰减率的积作为衰老频度,是基于不同组合在这些性状方面表现了不同的衰减特征,叶片 N 素含量和根系伤流量的衰减也是引发叶片衰老的重要因素,但由于叶绿素含量衰减与叶片 N 素含量和根系伤流量衰减极显著正相关^[17],实际上叶绿素衰减中隐含了这 2 个影响因素。研究认为,抽穗后 15 d 衰老频度达 50 到抽穗 20 d 衰老频度达到 150 为早衰表现。掌握了有关组合后期叶片衰老频度表现,可以在栽培上加强水肥管理,减轻或控制早衰的发生。

3.2 叶片早衰与叶片持 N 力

水稻籽粒灌浆物质 60% ~ 80% 以上来自叶片光合生产,后期叶片的光合功能至关重要,对产量形成极为关键。赵全志认为^[18],水稻叶色变化主要由于根系吸收 N 素变化引起,并且受制于自身内在节奏所制约的生物学节律,氮素水平对叶色深浅具有一定的调节作用,但不能改变内生深浅变化节奏。根据源库理论,水稻叶片在抽穗后已完成生长发育历程,叶片从接受 N 素营养的库成为 N 素营养输出的源。笔者认为,水稻后期叶片的持 N 能力是影响叶片衰老的关键,但叶片的持 N 力受多种因素影响。不同组合后期叶片持 N 能力差异很大,叶片衰老频度与 N 素衰减极显著正相关。本研究表明,叶片后期持 N 力既受品种特性控制,也与水肥管理有关,供试组合在相同栽培条件下,抽穗后 15 d 叶片中 N 素衰减率 10.41% ~ 20.09%, 30 d 叶片中 N 素衰减率 43.65% ~ 60.50%,限水胁迫提高衰减率 1% ~ 10%,表明了叶片 N 素衰减的品种特性和对逆境的反应差异。王绍华研究指出^[19],当植株吸收的 N 满足籽粒库的需要时,库不向源叶片征调 N 素,此时叶的衰老进程被延缓,此结果也说明水稻叶片后期持 N 力是可以调控的。因此延缓叶片衰老,需保持叶片较高的 N 素含量。

3.3 叶片早衰与茎鞘物质输出

水稻后期(抽穗后 15 d)叶片衰老频度与茎、鞘、叶物质输出率显著正相关,笔者认为,水稻后期源器官贮藏物质大量输出对叶片早衰的影响是不可忽视的。关于水稻抽穗后贮藏物质转运对籽粒灌浆的贡献有不少研究^[20-22],由于灌浆前期贮藏物质转运的不仅仅是碳水化合物,也带走了叶片中大量的 N

素,源器官贮藏物质大量输出极易引发叶片早衰似乎没有引起人们的重视。本研究中,天优 998 与两优 6326 生育期相同,2007 年^[17]和 2008 年贮藏物质输出率,天优 998 分别为 23.58% 和 21.30%,两优 6326 分别为 14.00% 和 14.28%,而两优 6326 稻谷产量比天优 998 分别提高 8.00% 和 16.88%,可见源器官贮藏物质转运对籽粒灌浆贡献和易引发早衰是一对矛盾,较低的贮藏物质转运率不一定对籽粒灌浆产生不良影响,可能这一特性维护了叶片较高的光合生产力,对籽粒灌浆的贡献高于贮藏物质。笔者在对淦鑫 688 总用 N 量相同、适量提高穗肥用量的试验中发现^[23],抽穗后叶面积指数、叶绿素含量、光合速率的衰减速率和茎鞘贮藏物质转运率随穗肥用量增加而减缓下降,产量随穗肥用量的提高而增加。说明水稻茎鞘叶物质输出率的高低具有品种自身特性,但优化施 N 技术,也可以在一定范围内进行调节,以增强叶片后期持 N 能力,提高光合生产力。笔者认为,对于大库容量的杂交稻超高产组合,灌浆前期要维持叶片高光合生产力,茎鞘叶贮藏物质不宜过量输出,以防叶片过早 N 素虚脱,导致早衰。

3.4 叶片早衰与根系活力

根系伤流量是根系活力的重要指标。本研究表明,叶片衰老频度与根系伤流量的衰减显著正相关,因而保持后期根系强盛活力对于延缓叶片衰老亦有重要意义,强盛的根系活力具有很强的吸收功能,能为籽粒灌浆提供必需营养,因而就减少了贮藏器官物质向籽粒输送,间接增加了叶片的持 N 能力;许乃霞等认为,保持抽穗后水稻根系活性可以提高植株 SOD、POD 活性,降低 MDA 含量,推迟植株衰老过程^[24];根系是激素合成的场所,强盛的根系活力为叶片提供所需的细胞分裂素,Taichiro Ookawa 等认为,细胞分裂素不仅增强叶片 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶活性,提高光合能力,还具有维持叶片中 N 不被转移的作用^[23]。

参考文献:

- [1] 许卫锋, 梁建生, 陈云, 等. 不同基因型水稻抽穗后衰老进程的比较研究 [J]. 垦殖与稻作, 2004(4): 15-17.
- [2] 翟虎渠, 曹树青, 万建民, 等. 超高产杂交稻灌浆期光合功能与产量的关系 [J]. 中国科学 C 辑, 2002, 32(3): 211-217.
- [3] Izumi Ohno, Kuniyuki Saitoh, Toshiro Kuroda. Effects of high temperature on growth, yield and dry-matter production of rice grown in the paddy field [J]. Plant Prod Sci 2007, 10(4): 412-422.
- [4] Shu Jian Chen, Kuo Tung Hung, Ching Huei Kao. Ammonium accumulation is associated with senescence of rice leaves [J]. Plant Growth Regulation, 1997, 21: 195-201.
- [5] Jaw-Neng Li, Ching Huei Kao. Water stress, ammonium, and leaf senescence in detached rice leaves [J]. Plant Growth Regulation, 1998, 26: 165-169.
- [6] D H Long, D O TeBeest. Effect of nitrogen fertilization on disease progress of rice blast on susceptible and resistant cultivars [J]. Plant Disease, 1998, 84(4): 403-409.
- [7] 杨长明, 杨林章. 不同养分模式对水稻叶片衰老的影响研究 [J]. 中国生态农业学报, 2003, 11(1): 14-16.
- [8] 焦德茂, 李霞, 黄雪清, 等. 不同高产水稻品种生育后期叶片光抑制、光氧化和早衰的关系 [J]. 中国农业科学, 2002, 35(5): 487-492.
- [9] 吴岳轩, 吴振球. 杂交稻根系代谢活性与叶片衰老进程相关研究 [J]. 杂交水稻, 1992(3): 23-29.
- [10] 吴伟明, 程式华. 水稻根系育种的意义与前景 [J]. 中国水稻科学, 2005, 19(3): 174-180.
- [11] 蔡永萍, 左震东, 杨其光. 杂交稻开花后根系活力与旗叶衰老和产量形成的关系 [J]. 中国农学通报, 1998, 14(3): 17-20.
- [12] 王彦荣, 华泽田, 陈温福, 等. 粳稻根系与叶片早衰的关系及其对籽粒灌浆的影响 [J]. 作物学报, 2003, 29(6): 892-898.
- [13] 王志琴, 仇明, 桑大志, 等. 两优培九结实期植株体内细胞分裂素与叶片衰老的关系 [J]. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2003, 24(4): 54-57.
- [14] 段俊, 梁承邨, 黄毓文. 杂交水稻开花结实期间叶片衰老 [J]. 植物生理学报, 1997, 23(2): 139-144.
- [15] 黄升谋. 水稻源库关系与叶片衰老的研究 [J]. 江西农业大学学报, 2001, 23(2): 171-173.
- [16] 马绪亮, 李合松. 杂交水稻早衰机理研究进展 [J]. 湖南农业科学, 2007(3): 59-61.
- [17] 李木英, 石庆华, 郑伟, 等. 杂交水稻后期叶片衰老特征及其与叶片 N 素含量和根系活力关系研究 [J]. 江西农业大学学报, 2008, 30(5): 757-765.

(下转第 1096 页)

- [10]黄璜. 生态条件对水稻茎秆维管束数的影响 [J]. 仲恺农业技术学院学报, 1994, 7(2): 9- 15.
- [11]王锋尖, 黄英金, 李德荣, 等. 水稻形态解剖性状间的相关分析研究 [J]. 江西农业大学学报, 2004, 26(4): 477- 484.
- [12]黄璜. 水稻穗颈节间组织与颖花数的关系 [J]. 作物学报, 1998, 24(3): 193- 200.
- [13]陶澜, 程艳军, 谢戎, 等. 水稻维管束及其相关性状的基因效应分析 [J]. 中国农业科学, 2004, 37(12): 1933- 1937.
- [14]简令成. 植物酶细胞化学的电子显微镜研究方法 [J]. 细胞生物学杂志, 1980, 2(4): 37- 44.
- [15]马均, 周开达. 亚种间重穗型杂交稻穗颈维管束与穗部性状的关系 [J]. 西南农业学报, 2001, 14(3): 1- 5.

(上接第 1088 页)

- [18]赵全志, 丁艳锋, 王强盛, 等. 水稻叶色变化与氮素吸收的关系 [J]. 中国农业科学, 2006, 39(5): 916- 921.
- [19]王绍华, 吉志军, 刘胜环, 等. 水稻氮素供需差与不同叶位叶片氮转运和衰老的关系 [J]. 中国农业科学, 2003, 36(11): 1261- 1265.
- [20]梁建生, 曹显祖, 张海燕, 等. 水稻籽粒灌浆期间茎鞘贮藏物质含量变化及其影响因素的研究 [J]. 中国水稻科学, 1994, 8(3): 151- 156.
- [21]李木英, 潘晓华, 石庆华, 等. 两系杂交稻结实期茎鞘物质转运特性及其对籽粒灌浆影响的初步研究 [J]. 江西农业大学学报, 1998, 20(3): 296- 302.
- [22]杨建昌, 张文虎, 王志琴, 等. 水稻新株型与粳/籼杂种源库特征与物质运转的研究 [J]. 中国农业科学, 2001, 34(5): 511- 518.
- [23]李木英, 石庆华, 黄才立, 等. 穗肥运筹对超级杂交稻淦鑫 688 源库特征和氮肥效益的影响 [J]. 杂交水稻, 2010, 25(2): 63- 72.
- [24]许乃霞, 杨益花. 抽穗后水稻根系活力与地上部叶片衰老及净光合速率相关性的研究 [J]. 安徽农业科学, 2009, 37(5): 1919- 1921.
- [25]Taichiro Ookawa, Yukiko Nauoka, Ayumi Sayama, et al. Cytokinin effects on ribulose- 1, 5- b isphosphate carboxylase/oxygenase and nitrogen partitioning in rice during ripening [J]. Crop Science, 2004, 44(6): 2107.