

文章编号:1000-5471(2011)03-0161-05

高温干旱双重胁迫对水稻剑叶光合特性的影响^①

刘 照¹, 高焕焯², 王三根¹

1. 西南大学 农学与生物科技学院, 重庆 400716; 2. 贵州大学 农学院, 贵阳 550025

摘要: 以水稻 H5 为材料, 研究高温干旱双重胁迫对抽穗灌浆结实期的水稻光合特性和几种生理指标的变化影响。结果表明: 高温干旱双重胁迫使水稻剑叶中光合速率、气孔导度、蒸腾速率和叶绿素质量分数均呈下降趋势, 而丙二醛(MDA)质量分数和游离脯氨酸(Pro)质量分数持续增加。该文讨论了高温干旱对水稻的伤害机理, 为防御水稻高温干旱危害, 抗性育种和栽培提供参考。

关键词: 水稻; 高温; 干旱; 光合特性

中图分类号: S511

文献标志码: A

水稻是世界上最重要的粮食作物之一, 50%以上的人口以稻米为主食。温室效应造成的全球气温升高及其对粮食产量的影响已日益引起人们的关注^[1]。联合国政府间气候变化专门委员会(ICPP)预测 100 年后全球气温将升高 1.4~5.8 °C, 同时诸如高温等极端性天气的发生也将更加频繁, 且持续时间更长^[2-3]。因此, 水稻遭受高温热害的几率将更大, 且高温往往伴随着水资源的短缺, 干旱已成为水稻生产上长期存在的主要非生物胁迫之一, 同时干旱造成水稻的减产可超过其他因素引起减产的总和, 并且严重影响水稻的品质^[4]。高温干旱对水稻的伤害非常严重, 尤其是灌浆结实期的温度和水分, 对其品质变化的影响最大、最明显^[5]。

前人的研究表明, 水稻灌浆速率随日平均温度的升高而增大; 超过 35 °C, 籽粒接受光合产物能力降低, 不仅影响千粒质量, 也影响品质。高温使灌浆期水稻叶片衰老加速, 光合能力下降, 从而导致灌浆速率、结实率、籽粒质量和籽粒产量降低^[6]。干旱胁迫使水稻叶片质膜透性和丙二醛含量显著增加, 从而使多种酶和膜系统遭到严重损伤。在此情况下, 水稻叶内活性氧产生和清除的平衡遭到了破坏, 离子大量外泄, 细胞代谢紊乱, 严重时导致植株死亡^[7]。水稻在干旱胁迫下的最早和最敏感的反应为气孔对 CO₂ 导度的下降, 核酮糖二磷酸羧化酶活性降低, 电子传递链下降, 光合磷酸酶活性及光合量子效率降低而引起光合能力下降^[8]。

水稻灌浆结实期经常遭遇高温伏旱并非单一的高温或干旱胁迫, 而是高温与干旱的复合胁迫。由于精确控制环境温度和土壤水分进行高温干旱复合胁迫研究的复杂性, 相关研究鲜见报道。仅见朱兴明^[9]于 1978 年进行了高温干旱对杂交籼稻开花结实的影响研究, 赵风云等^[10]用 PEG-6000 模拟干旱胁迫研究了转基因水稻在 38 °C 高温下的部分生理变化。我国长江流域的水稻产区, 夏季经常出现极端高温的情况, 高温的同时往往伴随干旱。如重庆地区, 在抽穗灌浆期常常是 37 °C 左右的天气。近几年来, 对水稻产量损害的程度也日趋严重, 这已成为南方水稻生产的主要限制因素^[11]。本文通过探讨高温干旱双重胁迫对水稻灌

① 收稿日期: 2010-09-27

基金项目: 重庆市自然科学基金重点资助项目(CSTC, 2009BA1006); 重庆市水稻玉米良种创新重大专项资助项目(CSTC, 2007AB1033; 2007AA1019)。

作者简介: 刘 照(1984-), 男, 山西朔州人, 硕士研究生, 主要从事植物抗性生理研究。

通信作者: 王三根, 教授。

浆结实期剑叶光合特性和生理指标的影响,旨在深入了解高温干旱危害水稻的生理生化机制,为防御水稻热害、旱害提供科学依据。另外,也为进一步研究在高温干旱环境下稻米的形成机制,主要营养成分的变化规律,推动水稻优质育种和栽培调控措施提供资料。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试水稻品种为 H5,由西南大学水稻研究所提供。

1.2 培养和处理方法

控温控水试验在人工气候室于水稻灌浆结实期进行。将秧苗在大田和盆钵中栽种,待实验材料生长至孕穗期,分别选取发育进程与长势基本一致的材料,移入盆钵中,继续在盆钵中培养。水分梯度及控制于高温处理前开始,用称质量法测定土壤水分含量^[12],并辅以仪器监控,设置 3 个水分梯度:淹水(F)、中度干旱(M)(含水量 60%~80%)和严重干旱(H)(30%~50%)。在水稻齐穗时,将盆钵移到高温处理(日均温度 33℃,日最高温 37℃,日最低温 29℃)的人工气候室中,以后每隔 7 d 取样测定。各处理组合重复 3 次。

1.3 测定方法

1.3.1 光合特性的测定

用 LI-6400(美国, Li-Cor 公司)测定光合速率、气孔导度和蒸腾速率,每株重复测定 3 次,取其平均值。

1.3.2 光合色素质量分数

取各水稻剑叶样品约 0.2 g,研磨后用 95%的乙醇浸提,再用 723 分光光度计分别测定 470 nm, 649 nm 和 665 nm 处的 OD 值^[13]。

1.3.3 丙二醛(MDA)质量分数

称取水稻剑叶 0.5 g 加少许石英砂和 10%TCA 5 mL,研磨成匀浆,再用 4 mL TCA 溶液冲洗研钵,转入离心管,以 3 000 r/min 离心 10 min,取上清液 2 mL,加入 0.6%TBA 2 mL,混合后在沸水浴中煮沸 30 min,冷却后再离心 1 次。用 723 型分光光度计分别测定上清液在 450 nm, 532 nm 和 600 nm 处的 OD 值^[14]。

1.3.4 脯氨酸(Pro)质量分数

称取水稻剑叶 0.5 g 剪碎后放入具塞刻度试管中,加入 5 mL 3%的磺基水杨酸溶液,加塞后沸水浴中去提取 10 min,过滤取上清液 2 mL,加入 2 mL 的冰醋酸和 2 mL 的酸性茚三酮试剂,混合后沸水浴 40 min 后,取出冷却至室温,加 4 mL 甲苯萃取,再用 723 型分光光度计测定在 520 nm 处的 OD 值,同时在相同条件下作标准曲线^[15]。

试验数据采用 Excel 和 DPS 软件包进行统计分析。图中数据均为 3 次重复的平均值。

2 结果与分析

2.1 高温干旱胁迫对水稻剑叶中叶绿素含量和光合速率的影响

由图 1、图 2 可知,水稻剑叶叶绿素质量分数和光合速率的变化趋势很相似,基本上是先上升后下降的趋势,且下降幅度显著。在高温条件下,不同的干旱处理随着时间的变化也有少许差异,中度干旱和严重干旱在处理 7 d 的时候,叶绿素质量分数和光合速率有着较为显著的增长趋势,而淹水处理中光合速率只有微弱的变动,叶绿素质量分数却在下降。最终 3 种不同处理水稻的剑叶叶绿素质量分数和光合速率都大幅度地下降,严重干旱降幅最大,其次是中度干旱,最后是淹水。

2.2 高温干旱胁迫对水稻剑叶蒸腾速率和气孔导度的影响

在水稻灌浆期,剑叶蒸腾速率和气孔导度逐渐减小。高温干旱处理对蒸腾作用和气孔导度的影响趋势与对光合作用的趋势相类似(图 3、图 4)。即淹水条件下,剑叶的蒸腾速率和气孔导度下降趋势比较缓慢,而中度干旱和严重干旱条件下,剑叶的蒸腾速率和气孔导度变化的下降趋势较淹水要快得多。在干旱条件后期,二者明显低于淹水处理。在中度干旱和严重干旱对光合与蒸腾的影响过程中,气孔的限制因素可能

占主要地位.

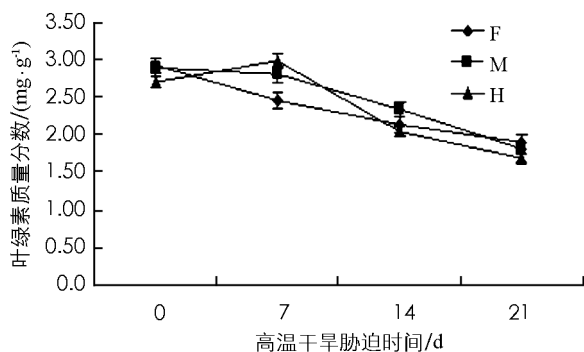


图 1 高温干旱胁迫下水稻剑叶叶绿素质量分数变化

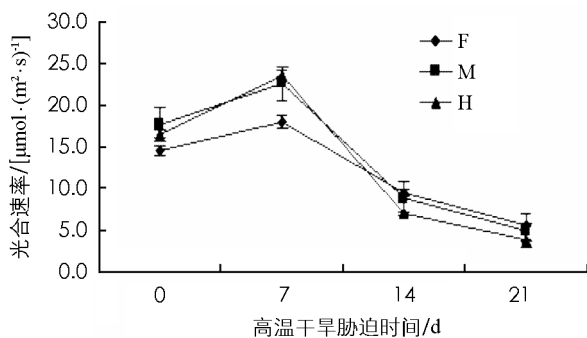


图 2 高温干旱胁迫下水稻剑叶光合速率的变化

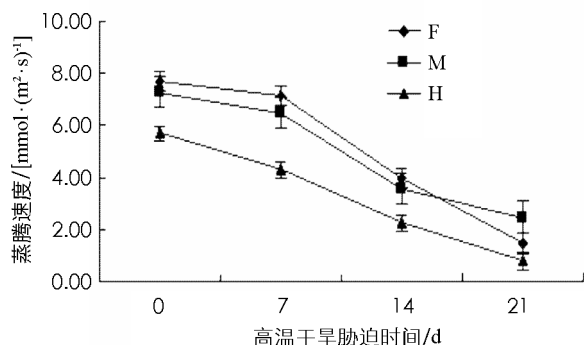


图 3 高温干旱胁迫下水稻剑叶蒸腾速率的变化

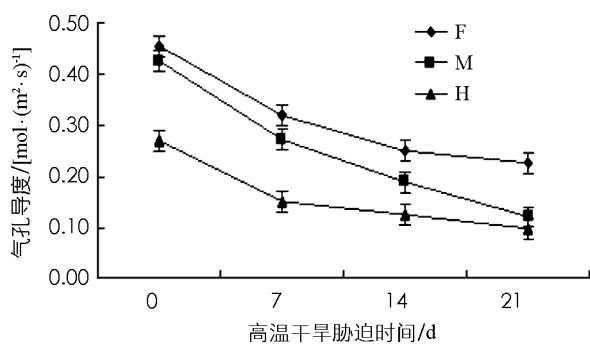


图 4 高温干旱胁迫下水稻剑叶气孔导度的变化

2.3 高温下不同程度干旱胁迫对水稻剑叶丙二醛(MDA)和脯氨酸(Pro)质量分数的影响

高温干旱胁迫下水稻剑叶脯氨酸和丙二醛质量分数的变化见图 5、图 6。在高温胁迫下,不同干旱处理剑叶中的脯氨酸质量分数有着不同的变化,随着高温处理时间的增加,淹水处理的剑叶中的脯氨酸质量分数一直比较平稳,基本上没有大的变化;中度干旱条件下叶片中脯氨酸质量分数的差异随时间的变化比较明显;严重干旱时脯氨酸质量分数更高,差异非常明显。

在高温胁迫下,不同干旱处理中剑叶的丙二醛质量分数也有差异。随着高温处理时间的延长,淹水处理剑叶中的丙二醛质量分数只在开始时增加较大,而随着时间的推移增加的趋势很平缓;中度干旱和严重干旱处理下剑叶中丙二醛质量分数的差异随时间的变化比较明显,而且严重干旱的质量分数要比中度干旱更高,差异非常明显。

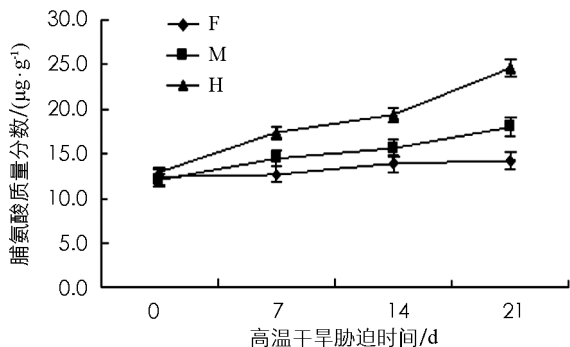


图 5 高温干旱胁迫下水稻剑叶脯氨酸质量分数的变化

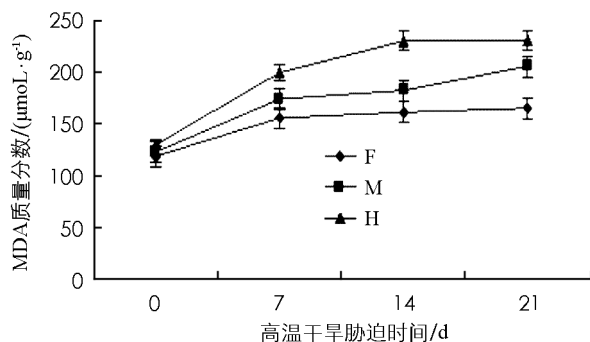


图 6 高温干旱胁迫下水稻剑叶MDA质量分数的变化

3 讨 论

关于高温和干旱胁迫对植物伤害的研究大多只做单一逆境处理,研究不同程度的高温或者干旱对生长发育的影响^[16]。许多研究表明,高温胁迫有加强水分胁迫的效应,水分胁迫也会加剧高温伤害,高温伴随干旱对膜的伤害远远大于高温、干旱单因子分别对膜造成的伤害^[17]。剑叶中光合色素质量分数是衡量植物光合能力的一个重要参数,环境因子的改变会引起光合色素质量分数的变化,进而引起光合性能的改变^[18],而光合性能的好坏最终将影响作物的生长、产量和品质^[19]。实验结果显示,高温干旱胁迫条件下,3种不同处理前期(0~7 d)剑叶叶绿素质量分数和光合速率没有下降,反而还有增长的趋势,这表明水稻(H5)的光合系统对高温干旱具有一定的耐受性。高温胁迫后期(7~21 d),3种不同处理的水稻剑叶叶绿素质量分数和光合速率都有显著的下降趋势,说明高温干旱条件下光合速率受阻同时叶绿素的质量分数也减少。高温胁迫下土壤干旱主要通过2个限制因素抑制香根草叶片光合作用:一是气孔因素,二是非气孔因素——叶绿体活性。前者是指高温造成的水分胁迫使气孔导度下降,CO₂进入叶片受阻而使光合下降;后者是指光合器官光合活性的下降。近年来的研究表明,植物体内活性氧自由基代谢失调而引发的生物膜结构与功能的破坏,是导致光合气孔限制的主要原因^[20]。气孔作为水分和CO₂进出的窗口,对光合和蒸腾具有调节作用。气孔导度反映了气孔开度的大小。本研究中0~21 d,严重干旱处理下,水稻剑叶气孔导度明显低于中度干旱和淹水处理(图4),光合速率(图2)和蒸腾速率(图3)也相应地降低,这可能是严重干旱条件下,气孔的限制因素占主要地位^[21]。中度干旱对气孔导度、光合速率和蒸腾速率的影响较小,其变化趋势与淹水相近,光合速率下降的主要原因可能非气孔限制因素造成。

脯氨酸(Pro)质量分数的变化是评价植物抗旱逆境生理的一个重要指标,一般而言,抗逆性强的植物Pro维持积累时间长,维持积累量也较大^[22]。MDA是一种高活性的脂质过氧化物,影响细胞质膜的流动性及其与酶的结合力,使电解质渗漏量增加^[23]。MDA作为脂质过氧化程度的指标,是脂质过氧化一种典型的产物,它能与蛋白质的氨基或核酸反应生成 Schiff 碱,MDA的积累可对膜和细胞造成进一步的伤害,进而引起一系列生理生化改变^[24]。图6中高温干旱条件下3种处理水稻剑叶MDA质量分数明显提高,尤其是严重干旱条件下MDA的质量分数提高特别显著,表明膜系统的损伤程度也更加严重。脯氨酸质量分数变化常常作为物体渗透调节能力的指标,脯氨酸质量分数相对增加,有利于作物体内渗透调节能力增加。在高温干旱胁迫中,由图5可知,脯氨酸质量分数变化与干旱程度有着较为密切的关系。

水稻灌浆期是受精花接受光合产物进行灌浆充实的重要时期,此时光合产物向籽粒运输及分配积累与产量的关系最为密切^[25]。灌浆时期光合作用较强,产生的光合物质较多,干物质运输较快,对产量的贡献率较大^[26]。在水稻的栽培育种实践中,提高灌浆期水稻对高温干旱的抵抗能力,对于减轻胁迫伤害,达到优质高产有着特别重要的意义。

参考文献:

- [1] 李文彬,王 贺,张福锁. 高温胁迫条件下硅对水稻花药开裂及授粉量的影响 [J]. 作物学报, 2005, 31(1): 134-136.
- [2] HOUGHTON J T, MEIRA L G, BRUCE J, et al. Climate Change 1994—Radiative Forcing of Climate Change and an Evaluation of the IPCC IS92 Emission Scenarios [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- [3] IPCC. Climate Change 2001—The Scientific Basis [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- [4] 胡标林,李名迪,万 勇,等. 我国水稻抗旱鉴定方法与指标研究进展 [J]. 江西农业学报, 2005, 17(2): 56-60.
- [5] 杨立炯,崔继林,汤玉根. 水稻作物科学技术 [M]. 南京:江苏科学技术出版社, 1990: 286-323.
- [6] 汤日圣,郑建初,陈留根,等. 高温对杂交水稻籽粒灌浆和剑叶某些生理特性的影响 [J]. 植物生理与分子生物学报, 2005, 31(6): 657-662.
- [7] 卢从明,张其德,匡延石,等. 水分胁迫抑制水稻光合作用的机理 [J]. 作物学报, 1994, 20(5): 601-606.
- [8] 李成业,熊昌明,魏仙君. 中国水稻抗旱性研究进展 [J]. 作物研究, 2006, 20(5): 426-429, 434.
- [9] 朱兴明. 高温干旱对杂交水稻开花结实的影响研究初报. I. 高温对杂交水稻开花结实的影响 [J]. 四川农业科技, 1979, 3(4): 7-12.

- [10] 赵风云,徐忠俊. 干旱高温胁迫下转基因水稻的生理变化 [J]. 西北植物学报, 2009, 29(2): 240—248.
- [11] 于沪宁. 气候变化与中国农业的持续发展 [J]. 生态农业研究, 1995, 3(4): 38—43.
- [12] 徐建民,黄昌勇,安 曼,等. 磺酰脲类除草剂对土壤质量生物学指标的影响 [J]. 中国环境科学, 2000, 20(6): 491—494.
- [13] 箫浪涛,王三根. 植物生理实验技术 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [14] 邹 琦. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [15] 郝建军,康宗利,于 洋. 植物生理学实验技术 [M]. 北京: 北京化学工业出版社, 2007.
- [16] 王海波. 王孝娣,高东升. 等. 油桃芽高温处理后酚和活性氧与休眠解除的关系 [J]. 园艺学报, 2006, 33(5): 963—968.
- [17] 刘 琴,孙 辉,何道文. 干旱和高温对植物胁迫效应的研究进展 [J]. 西华师范大学学报: 自然科学版, 2005, 26(4): 364—369.
- [18] WANG Su-ping, GUO Shi-rong, HU Xiao-hui, et al. Effects of NaCl Stress on the Content of Photosynthetic Pigments in the Leaves of Cucumber (*Cucumis sativus* L.) Seedlings [J]. Acta Asdculture Univemitatis Jiangxiensis, 2006, 28(2): 32—38.
- [19] CHESSMEN J M. Mechanism of Salinity Tolerance in Plants [J]. Plant Physiology, 1988, 87(3): 547—550.
- [20] 关义新,戴俊英,林 艳. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制 [J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(4): 293—297.
- [21] HEDRMAO H, ESCALONA J M, et al. Regulation of Photosyn Thesis of Cs Plants in Response to Progressive Drought: Stomatal Conductance as a Reference Parameter [J]. Anxllals of Botany, 2002, 89(5): 895—905.
- [22] 倪 郁,郭彦军,吕 俊,等. 水分胁迫下豆科牧草的生理生化变化 [J]. 土壤通报, 2004, 35(3): 276—278.
- [23] 许振柱,于振文,董庆裕,等. 水分胁迫对冬小麦旗叶细胞质膜及叶肉细胞超微结构的影响 [J]. 作物学报, 1997, 23(3): 370—375.
- [24] CHAOUI A, MAZHOUDI S, GHORBAL M H. Cadmium and Zinc Induction of Lipid Peroxidation and Effects on Antioxidant Enzyme Activities in Bean [J]. Plant Sci, 1997, 127(2): 139—147.
- [25] 程方民,钟连进,孙宗修. 灌浆结实期温度对早籼水稻籽粒淀粉合成代谢的影响 [J]. 中国农业科学, 2003, 36(5): 492—501.
- [26] 王先俱,邵国军,商文奇. 水稻灌浆时期叶绿素与光合效率的研究 [J]. 吉林农业科学, 2008, 33(3): 14—16.

Effect of High Temperature and Drought Stress on the Photosynthesis Characteristics in Rice

LIU Zhao¹, GAO Huan-ye², WANG San-gen¹

1. School of Agronomy and Biotechnology, Southwest University, Chongqing 400716, China;

2. College of Agronomy, Guizhou University, Guiyang 550025, China

Abstract: Using artificial atmospheric phenomena simulator, rice H5 was treated with high temperature and drought stress, and the changes of photosynthetic characters and physiological indices were measured during grain-filling period. The results showed that photosynthetic rate (Pr), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (Cs) and chlorophyll content had decreased tendencies, whereas MDA content and proline content had increased tendencies under high temperature and drought stress. This paper discussed the physiological mechanism of high temperature and drought stress on rice and provided the information for rice defense against high temperature and drought stress.

Key words: rice; high temperature; drought; photosynthetic characters