植物营养与肥料学报 2009,15(6):1339-1349
Plant Nutrition and Fertilizer Science

水氮互作对结实期水稻衰老和物质转运及产量的影响

孙永健,孙园园,刘 凯,张荣萍,马 均*
(四川农业大学水稻研究所,四川温江 611130)

摘要:以杂交稻冈优 527 为试材,通过淹水灌溉(W_1)、"湿润灌溉(前期)+浅水灌溉(孕穗期)+干湿交替灌溉(抽穗至成熟期)"(W_2)和旱种(W_3)3 种灌溉方式及不同的施氮量,研究了水氮互作对水稻衰老生理指标、物质转运及产量的影响及各指标间的相互关系。结果表明,W_2 处理下,施氮量为 180 kg/hm^2 的水氮运筹相对于其他处理,能发挥水氮交互效应优势,使剑叶中 O_2^-、H_2O_2 和 MDA 增幅较慢,具有较高的光合速率,有利于可溶性蛋白等渗透调节物质的积累和 SOD、CAT、POD 活性及根系活力的提高,促进结实期物质的转运及产量的增加;施氮量达 270 kg/hm^2 各水氮处理交互效应优势减弱,不仅影响结实期水稻正常的生理机能,还会导致物质转运和产量的下降。旱作(W_3)条件下,施氮量以 90~180 kg/hm^2 为宜,可缓解水氮互作的负效应,可作为生产中水资源不足的情况下参考。此外,水氮互作下各指标间有显著的相关性,剑叶中 O_2^-、H_2O_2 和 MDA 间呈极显著正相关,与保护酶活性、Pn 及可溶性蛋白均呈显著或极显著负相关。各指标在抽穗后 7~14 d 与产量呈极显著相关,衰老过程中地下与地上部也密切相关;根系活力与剑叶保护酶活性、Pn 及可溶性蛋白呈显著或极显著正相关,与 O_2^-、H_2O_2 和 MDA 呈显著负相关。

关键词:水稻;水氮互作;衰老;物质转运;产量
中图分类号:S511.06;Q945.78　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1008-505X(2009)06-1339-11

Effects of water-nitrogen interaction on rice senescence and material transport and yield during grain filling

SUN Yong-jian, SUN Yuan-yuan, LIU Kai, ZHANG Rong-ping, MA Jun*
(*Rice Research Institute of Sichuan Agricultural University, Wenjiang, Sichuan 611130, China*)

Abstract: Super hybrid rice Gangyou 527 was used to investigate the effects of three irrigation regimes [submerged irrigation(W_1), dry cultivation(W_3) and the treatment W_2 that damp irrigation before booting stage, shallow irrigation at booting stage, wetting-drying alternation irrigation from heading stage to mature stage] and different amounts of N on net photosynthetic rate (Pn), activated oxygen (O_2^-) and H_2O_2, malondialdehyde (MDA), osmotic regulators, antioxidant enzyme activities in flag leaves and bleeding intensity during grain filling. The correlation of the different physiological index and accumulation of dry-matter and transport was also determined. The results showed that compare with other treatments, W_2 and suitable N application amount (180 kg/ha) delayed the increase of reactive oxygen species and MDA, had high Pn and promoted the accumulation of soluble protein content, etc., and enhanced the superoxide (SOD), catalase (CAT) and peroxidase (POD) activities, consequently, promoted material accumulation and promote yield. Applying N (270 kg/ha) resulted in a negative effect of water-nitrogen interaction. As for the treatment of dry cultivation of rice, applying N ranged from 90 to 180 kg/ha could alleviate the negative effect of water-nitrogen interaction, which has practical implications for drought regions. In addition, there was significant correlation between the physiological index, in which significant positive correlations was observed between O_2^-, H_2O_2 and MDA, and a significant negative correla-

收稿日期:2008-12-08　　**接受日期**:2009-04-23
基金项目:国家粮食丰产科技工程项目(2006BAD02A05);四川省育种攻关专项(2006yzgg-28)资助。
作者简介:孙永健(1980—),男,山东烟台人,博士研究生,从事水稻营养生理研究。E-mail:yongjians@yahoo.cn
* **通讯作者** E-mail:majunp2002@163.com

tion between them with antioxidant enzyme activities, Pn and soluble protein content. Furthermore, in the process of leave senescence, underground was closely related to aboveground, and root vigor had high significant positive correlation with antioxidant enzyme activities, Pn and soluble protein, but it had high significant negative correlation with $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 and MDA.

Key words: paddy rice; water-nitrogen interaction; senescence; material transport; yield

叶片衰老是一种程序化死亡过程,是作物生长发育的必经阶段,但叶片早衰是限制水稻高产最重要的因素之一。已有研究表明,若在水稻正常生长的成熟时期,设法延长功能叶寿命 1d,理论上可增产 2%左右[1],而且还能改善品质[2]。因此,如何延缓叶片衰老,延长生育后期功能叶的光合功能期,是水稻高产优质栽培技术的中心环节和亟待解决的问题。自由基学说认为,生物体衰老过程是活性氧代谢失调与累积的过程,氧自由基伤害直接影响到植物衰老进程,也影响到植物体内可溶性蛋白、MDA 等一系列生理指标的变化;而 SOD、POD 和 CAT 等保护酶类在植物体内协同作用,维持活性氧的代谢平衡,保护膜结构[3],从而延缓衰老。有关水稻抗旱性[4]、氮肥运筹[5]、控释氮肥[6]、生长调节剂[7]、转基因(PSAG12-IPT)[8]等对叶片衰老的影响已有许多报道。水、肥在水稻生长发育过程中是相互影响和制约的两因子,不同的水、肥处理对水稻长势、形态和衰老生理的影响也不相同。水、肥对水稻生长发育及产量影响的研究较多[4-6, 9-10],而水肥互作试验结果及其生理机制的分析结论却不太一致。如杨建昌等[11]和陈新红[12]等认为,水、氮对水稻产量有显著的互作效应;而 Cabangon 等[13]认为,水、氮对水稻产量、生物量没有显著的交互作用;Sharma 等[14]和程建平等[15]则认为,在土壤低水势下施氮可促进作物对土壤水分的利用而增产,适宜的水分可促进肥料转化及吸收。但多数研究对水稻的水肥互作效应并未进行深入系统的分析,且在水稻结实期水肥互作对衰老生理指标的影响及其协同关系方面的研究也鲜见报道。为此,开展了水肥互作与结实期水稻衰老生理特性、物质转运和产量的关系及其水肥互作效应的研究,旨在探讨水肥调控对水稻后期生长、衰老的影响,了解其内部机制及互作效应,丰富水稻水肥调控机理,从而达到既节水节肥又高产高效、保护环境的目的,为发展节水丰产型水稻生产提供理论基础和实践依据。

1 材料和方法

1.1 试验设计

试验于 2007 年和 2008 年在成都温江四川农业大学水稻研究所试验农场进行。试验田耕层土壤质地为砂壤土,其有机质含量 20.1 g/kg,有效氮 117 mg/kg,速效磷 31 mg/kg,速效钾 91 mg/kg,pH 6.45。两年水稻生长期间(4 月至 9 月上旬)降水量分别为 489.2 和 514.9 mm(四川省温江气象站提供)。

试验采用 2 因素裂区设计,以灌水方式为主区,施氮量为副区,3 次重复。3 种灌溉方式分别为:1)淹灌(W_1)水稻移栽后田面一直保持 1~3 cm 水层,收获前 1 周自然落干;2)"湿、晒、浅、间"灌溉(W_2)即湿润灌溉(移栽至孕穗前)+浅水灌溉(孕穗期)+干湿交替灌溉(抽穗至成熟期),浅水(1 cm 左右)栽秧,移栽后 5~7 d 田间保持 2 cm 水层确保秧苗返青成活,以后至孕穗前田面不保持水层,土壤含水量为饱和含水量的 70%~80%,无效分蘖期"够苗"晒田,孕穗期土表保持 1~3 cm 水层,抽穗至成熟期采用灌透水、自然落干的干湿交替灌溉;3)旱种(W_3)移栽前浇透底墒水,移栽后 5~7d 浇水确保秧苗返青成活,以后全生育期旱管理,仅在分蘖盛期、孕穗期、开花期和灌浆盛期各灌一次透水,以田间不积水为准。每次灌水量用水表准确记载,确保相同灌溉方式的小区每次灌水量一致;除泡田用水,W_1、W_2 和 W_3 各处理灌溉用水量分别为 8450.0、4480.0、1360.0 m^3/hm^2。4 种施氮(尿素)水平为:施氮(N)0、90、180、270 kg/hm^2,按基肥:分蘖肥:孕穗肥 = 5:3:2 施用(分别用 N_0、N_{90}、N_{180}、N_{270}表示)。P_2O_5 90 kg/hm^2,K_2O 180 kg/hm^2,全部作基肥施用。

供试品种为冈优 527(中籼迟熟型三系杂交稻,生育期 145~152 d)。4 月 16 日播种,地膜育秧,5 月 16 日移栽,叶龄为 5 叶 1 心,行株距为 33.3 cm×16.7cm,单株,小区面积 15.0 m^2,小区间筑埂(宽 40 cm)并用塑料薄膜包裹,以防串水串肥,其他田间管理按大面积生产田进行。因两年气候因素相差较小,且试验结果趋势基本一致,故本文着重分析 2008 年试验结果。

1.2　测定项目和方法

水稻稻穗穗顶露出剑叶叶鞘 1 cm 时，选取生长基本一致的稻株进行挂牌标记，次日进行取样和测定，后每隔 7 d 取 1 次，测定如下指标：

1）剑叶 $O_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 含量　$O_2^{\cdot-}$ 含量按王爱国等[16]方法测定；H_2O_2 含量按沈文飚[17]方法测定。

2）剑叶可溶性蛋白和 MDA　可溶性蛋白用考马斯亮蓝法[18]，MDA 用硫代巴比妥酸法[18]测定。

3）剑叶抗氧化酶活性　按任红旭等[19]方法提取酶液，李合生方法[18]测定过氧化氢酶（CAT）、过氧化物酶（POD）和超氧化物歧化酶（SOD）活性。

4）伤流强度　选取长势一致的稻株 5 穴，测定茎基部的伤流量（下午 7：00 离地面 5 cm 处剪去地上部，对每个茎蘖套上内装有脱脂棉并已称重的塑料套，第 2 d 上午 7：00 收集并称重）[18]。

5）光合速率　于晴天上午 9：30～11：30，用 LI－6400 光合仪测定，控制条件为 CO_2 浓度 400 μmol/mol，30℃，光照度 1200 μmol/（m^2·s），每处理测定 5 片具代表性的剑叶，测定位置中部，每叶重复测定 3 次。

6）地上部干物质重　于始穗期和成熟期每处理取具代表性的稻株 5 穴，去根后，分叶、茎鞘、穗测定地上部干物重。按杨建昌等[20]方法，茎鞘物质输出率（%）＝｛始穗期茎鞘干重（A）－（成熟期茎鞘干重（B）］/A｝×100；茎鞘物质转换率（%）＝［（A－B）/成熟期穗干重］×100。

7）考种与计产　成熟期各小区随机取 10 株（每株茎蘖数为各小区的平均茎蘖数）为一个样本，室内考种，测定穗粒数、实粒数、千粒重，计算结实率等性状。各小区按实收株数计产。

8）互作效应的计算按毛达如[21]方法

互作效应＝［（灌水处理与氮肥处理－淹灌与无氮肥处理）－（淹灌与氮肥处理－淹灌与无氮肥处理）－（灌水处理与无氮肥处理－淹灌与无氮肥处理）］/2

试验数据用 Excel 和 SPSS10.0 数据处理系统分析处理。

2　结果与分析

2.1　不同水氮处理对剑叶活性氧和 MDA 的影响

2.1.1　$O_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 的变化　图 1 表明，随抽穗后天数的推移，剑叶 $O_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 的含量逐渐升高，且随施氮量的增加而减小，各处理均为 N_0 和 N_{90} 处理显著或极显著高于 N_{180} 和 N_{270}。相同氮肥水平下，3 种

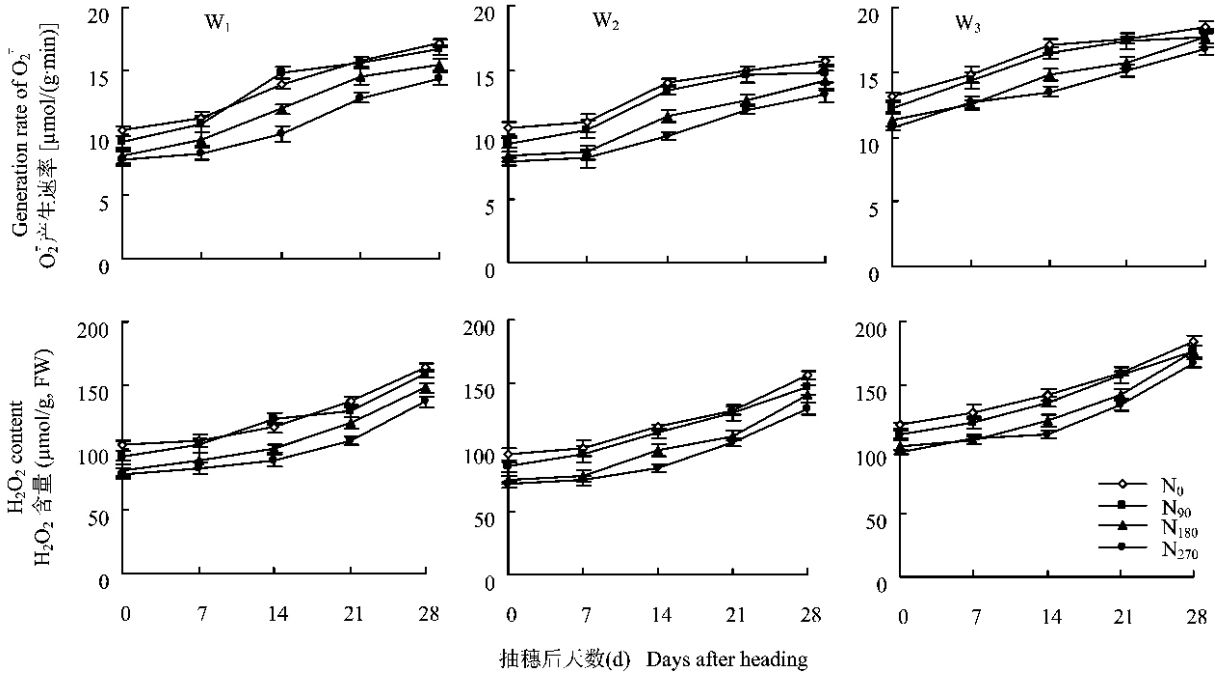

图 1　不同水氮处理对剑叶 $O_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 的影响

Fig.1　Effects of different water-nitrogen treatment on $O_2^{\cdot-}$ and H_2O_2 in flag leaves

［注（Note）：W_1、W_2、W_3 表示灌溉用水量分别为 8450.0、4480.0、1360.0 m^3/hm^2，下同。

W_1, W_2 and W_3 mean irrigation amount 8450.0、4480.0、1360.0 m^3/ha, respectively. The same symbols are used for other figures and tables.］

灌水方式对各时期剑叶 $O_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 含量的表现趋势相同，W_1 高于 W_2 处理，但差异不显著；W_3 处理显著高于其他处理。从 $O_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 的变幅看，W_3 处理增加速度明显大于 W_1 和 W_2 处理，前者在抽穗后即显著上升，W_1 和 W_2 在抽穗 7 d 后才出现显著的上升趋势，而高氮水平能延缓 $O_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 的增幅，表明适当的水分管理和施氮量互作可以减缓剑叶 $O_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 的增加。

2.1.2 MDA 的变化 图 2 看出，抽穗 0～21 d，各灌水方式下剑叶 MDA 显著增加，此期间 W_3 处理 MDA 平均含量较 W_1 和 W_2 分别高 14.81%～40.46% 和 21.20%～50.12%，差异均达显著或极显著水平；各氮素水平下，W_3 平均 MDA 增幅为 1.75 nmol/(g·d)，比 W_1 和 W_2 分别高 26.31% 和 35.90%。抽穗 21 d 后，W_1、W_2 处理 MDA 增加速度变缓，而 W_3 处理叶片内 MDA 即刻急剧下降。MDA 大幅度下降标志着植株开始快速衰老并转向组织死亡，且各处理衰老进程和程度也不同，W_3 处理剑叶衰老进程比 W_1、W_2 提前。同一灌水方式下，抽穗 0～21 d，MDA 随施氮量的增加而降低；抽穗 21 d 后，随施氮量的增加，W_3 处理的 MDA 降低的幅度减缓。

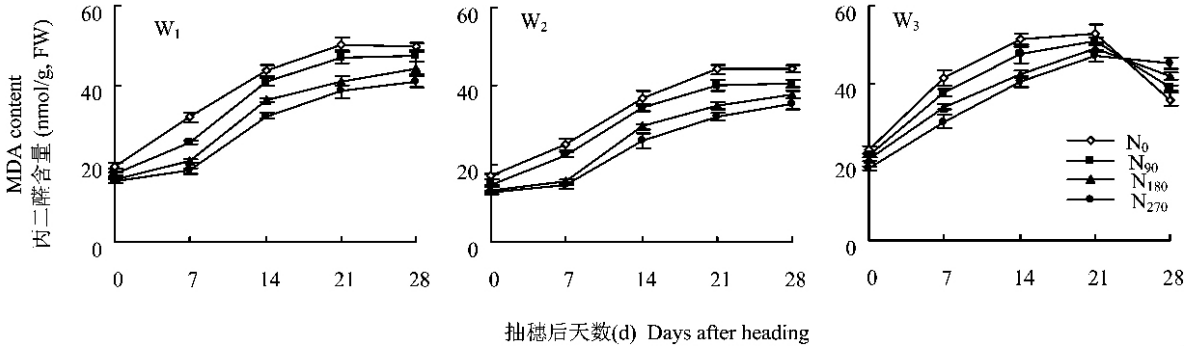

图 2 不同水氮处理对剑叶 MDA 的影响

Fig.2 Effects of different water-nitrogen treatment on MDA in flag leaves

2.2 不同水氮处理对剑叶保护酶活性的影响

随抽穗后时间的推移，除 W_1 和 W_2 处理在 N_{180}、N_{270} 氮肥水平下 SOD 呈先上升后下降的趋势外，其他各处理 SOD 均明显降低；各灌水方式下，SOD 随施氮量的增加而增加，且各时期 SOD 均以 N_{180}、N_{270} 显著或极显著高于 N_{90} 和 N_0 处理，以抽穗 7 d 差异最大，此时 N_0 处理的 SOD 活性平均比生长旺盛的 N_{270} 处理低 13.25%～19.14%（图 3）。

图 3 还表明，随叶片发育进程 CAT 逐渐下降，且抽穗后下降的速度明显早于和快于 SOD；从 CAT 变化来看，各灌溉处理以 W_3 最低，且与其他灌水处理差异显著；各氮肥水平均以 N_0 最低，N_{180}、N_{270} 较高，N_{90} 居中，且在抽穗 14～21d，N_{90} 处理的 CAT 显著高于 N_0，显著低于 N_{180}、N_{270}。

抽穗后 POD 变化较平稳且维持在较高水平（图 3）。POD 衰退进程的启动较 SOD、CAT 迟，之后显著下降，再略微升高。各灌水处理对 POD 的影响趋势表现为 $W_3 > W_1 > W_2$，但均未达显著水平，其活性随施氮量的增加而增加。

2.3 不同水氮处理对剑叶光合速率（Pn）和可溶性蛋白的影响

随生育进程，各灌水方式下 Pn 和可溶性蛋白，除 W_1、W_2 处理在 N_{180}、N_{270} 氮肥水平下呈先增大后减小的趋势外，其他各处理均呈下降趋势（图 4）。抽穗 7 d 后，各氮肥水平下，W_1 处理 Pn 比 W_2 低 4.12%～9.49%，比 W_3 高 11.04%～31.19%；W_1 处理可溶性蛋白比 W_2 低 4.01%～13.49%，比 W_3 高 2.84%～9.74%。相同灌水方式下，Pn 和可溶性蛋白均随施氮量的增加而不同程度的增加。抽穗后 14～21 d，各水氮处理下 Pn 和可溶性蛋白均有大幅度下降，降幅分别为 19.26%～31.85% 和 15.13%～20.19%，差异均达显著或极显著水平。

2.4 不同水氮处理对伤流强度的影响

图 5 表明，抽穗后各时期稻株的伤流强度，W_1 和 W_2 处理分别比 W_3 高 14.09%～28.60% 和 20.93%～33.81%，差异均达显著或极显著水平。各灌水方式下，伤流强度均为 $N_{270} > N_{180} > N_{90} > N_0$，其中 N_{270} 与 N_{180}，N_{90} 与 N_0 处理差异未达显著水平，但 N_{270}、N_{180} 处理的伤流强度极显著（1～21 d）或显著（21 d 后）大于 N_{90} 和 N_0。各氮肥水平抽穗 7 d 后，伤

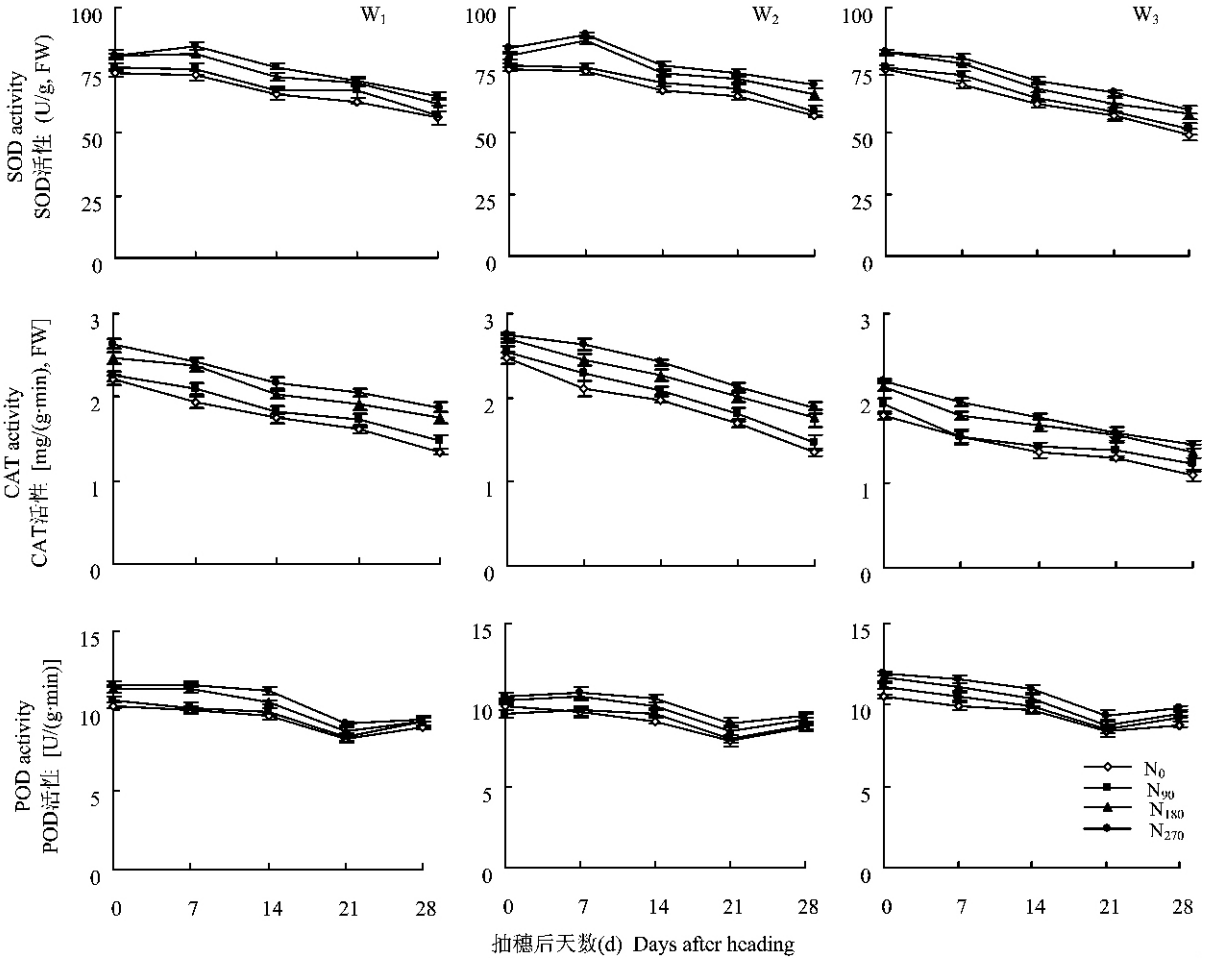

图 3　不同水氮处理对剑叶 SOD、CAT 和 POD 的影响

Fig.3　Effects of different water-nitrogen treatment on SOD, CAT and POD in flag leaves

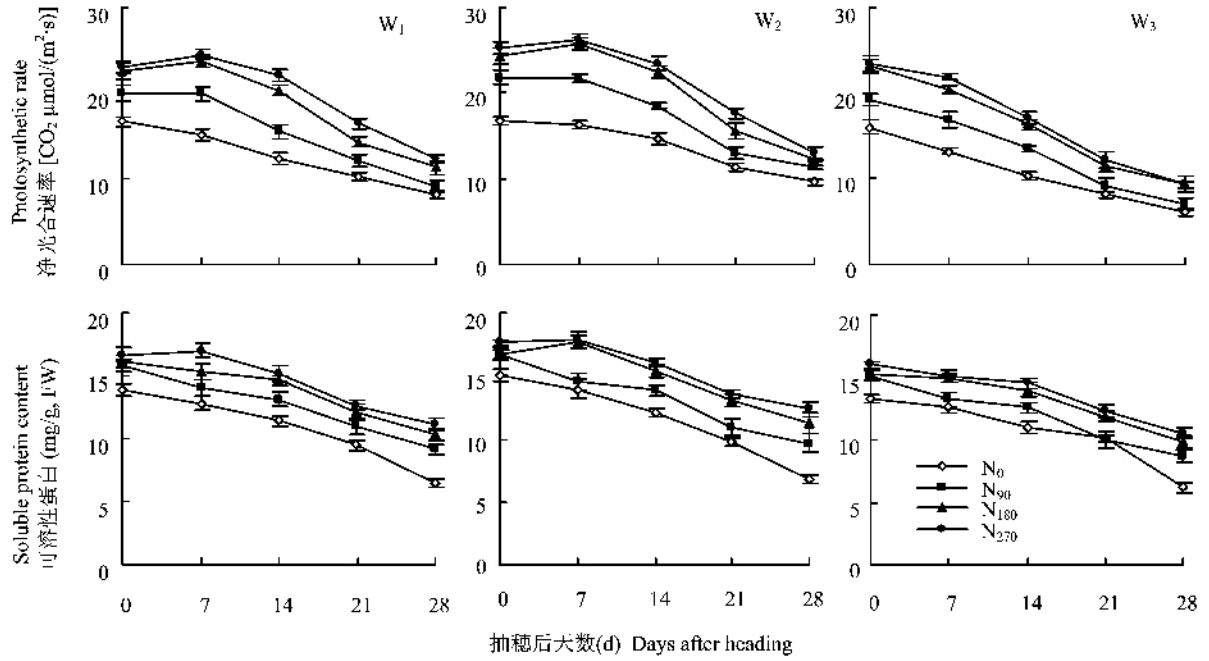

图 4　不同水氮处理对剑叶 Pn 和可溶性蛋白的影响

Fig.4　Effects of different water-nitrogen treatment on Pn and soluble protein in flag leaves

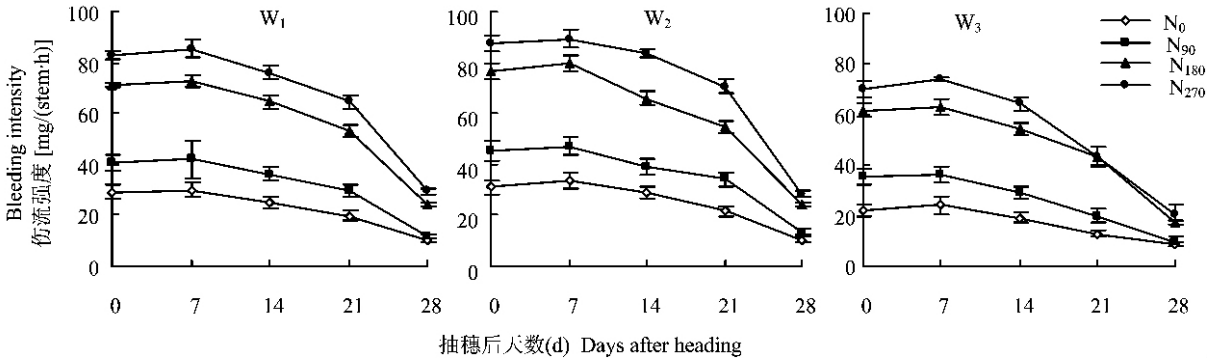

图5 不同水氮处理对伤流强度的影响

Fig.5 Effects of different water-nitrogen treatment on bleeding intensity

流强度明显降低。此外,伤流强度出现极显著降低的时期,W_3 处理比 W_1 和 W_2 降低时间提前,表明 W_3 处理相对于其他灌水方式不仅会抑制根系的活力和养分的吸收,而且还会加快根系的衰老。

2.5 各衰老生理指标的水氮交互效应

表1看出,水氮处理在抽穗后0～14 d,对剑叶各衰老生理指标的影响存在显著或极显著的互作效应。各水氮处理下,除施氮水平对剑叶抽穗后28 d的MDA无显著影响外,对其他各时期所测定的各衰老指标均有显著影响。氮肥水平对SOD、CAT(14～28 d)、POD、Pn、可溶性蛋白(14～28 d)和伤流强度的影响要高于灌水处理;而对 $O_2^{\cdot-}$、H_2O_2、MDA、CAT(0～7 d)和可溶性蛋白(0～7 d)的影响则相反。

相关分析(表2)表明,剑叶中 $O_2^{\cdot-}$、H_2O_2 和MDA间呈极显著正相关,与剑叶保护酶活性、Pn及可溶性蛋白均呈显著或极显著负相关;且衰老过程中地下与地上部也密切相关,伤流强度与剑叶保护酶活性、Pn及可溶性蛋白呈显著或极显著正相关,与 $O_2^{\cdot-}$、H_2O_2 和MDA呈显著负相关。

根据图1～5的结果,计算灌水、施氮两因子的互作效应(表3)表明,W_3 和氮肥的互作效应对各衰老指标的影响多为负效应,不利于水稻后期的生长。W_2 和氮肥处理中,以 W_2N_{180} 处理互作效应在抗衰老水氮调控措施上较所有处理优越;对 $O_2^{\cdot-}$、H_2O_2 的交互作用为负值,能抑制活性氧的累积,而对其他各指标大多数的交互作用为正值,能增加保护酶活

表1 不同水氮处理下剑叶各衰老生理指标的方差分析(*F* 值)

Table 1 Variance analysis of senescence physiological index under different water-nitrogen treatment (*F* value)

处理 Treatment	抽穗后天数(d) DAH	$O_2^{\cdot-}$	H_2O_2	MDA	SOD	CAT	POD	Pn	SPC	BIS
灌水方式 Irrigation method	0	134.7**	99.5**	174.3**	17.8**	62.4**	8.98*	8.08*	12.4*	78.1**
	7	194.6**	114.3**	459.8**	35.3**	108.6**	6.94*	54.8**	22.7**	120.1**
	14	6.4**	72.1**	149.3**	31.4**	116.2**	13.0**	116.4**	10.9*	27.7**
	21	7.2**	81.4**	91.1**	8.70*	107.5**	59.8**	131.1**	54.1**	24.0**
	28	9.9**	56.5**	26.1**	60.7**	108.2**	66.2**	89.3**	19.7**	24.2**
施氮量 Nitrogen rate	0	2.3**	42.5**	35.3**	45.6**	29.0**	29.8**	91.8**	5.76*	753.6**
	7	4.6**	43.6**	132.2**	98.9**	85.6**	66.6**	108.9**	19.2**	627.2**
	14	5.8**	58.6**	57.8**	88.5**	128.4**	59.4**	126.7**	43.3**	714.1**
	21	7.9**	33.1**	35.9**	87.2**	113.6**	61.4**	170.3**	55.9**	657.5**
	28	14.0*	14.0*	3.02	147.2**	111.9**	73.4**	96.7**	178.6**	633.0**
水氮互作 Water and nitrogen couple	0	1.95	1.05	2.73*	2.98**	1.79	1.28	1.84	1.08	7.05**
	7	2.64*	2.54*	2.97*	2.83*	2.71*	2.25*	2.66**	2.80**	11.1**
	14	4.24**	3.02*	0.88	1.45	3.44*	3.98**	1.82	1.74	0.38
	21	1.50	1.39	1.91	1.73	0.86	1.04	1.05	1.06	0.21
	28	1.53	1.08	1.05	1.62	0.61	0.83	1.12	1.08	1.31

注(Note):SPC—可溶性蛋白 Soluble protein content;BIS—伤流强度 Bleeding intensity. DAH—Days after heading. *,** 分别表示在0.05和0.01水平上差异显著,下同 Significant different at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively. The same symbol is used for other tables.

表 2　不同水氮处理下各衰老生理指标的相关性

Table 2　Correlation of different water-nitrogen treatment on senescence physiological index

指标 Index	$O_2^{\cdot-}$	H_2O_2	MDA	SOD	CAT	POD	Pn	SPC	BIS
$O_2^{\cdot-}$	1.00								
H_2O_2	0.95**	1.00							
MDA	0.91**	0.81**	1.00						
SOD	−0.93**	−0.91**	−0.86**	1.00					
CAT	−0.92**	−0.97**	−0.88**	0.95**	1.00				
POD	−0.74*	−0.69*	−0.70*	0.76*	0.72*	1.00			
Pn	−0.92**	−0.94**	−0.85**	0.96**	0.92**	0.83**	1.00		
SPC	−0.89**	−0.93**	−0.81**	0.97**	0.94**	0.81**	0.95**	1.00	
BIS	−0.76*	−0.77*	−0.62*	0.89**	0.85**	0.77*	0.89**	0.85**	1.00

表 3　不同水氮处理对各衰老生理指标的互作效应分析

Table 3　Analysis of different water-nitrogen treatment on senescence physiological index

灌水方式 Irrigation method	施氮量 N rate	$O_2^{\cdot-}$	H_2O_2	MDA	SOD	CAT	POD	Pn	SPC	BIS
W_2	N_{90}	−0.19	−2.22	−0.25	−0.45	0.10	−1.11	0.48	−0.12	0.58
	N_{180}	−0.25	−2.27	−0.65	0.97	0.62	0.67	0.58	0.14	1.21
	N_{270}	−0.08	−1.53	−0.57	0.71	0.21	0.29	0.28	−0.05	1.17
W_3	N_{90}	−0.11	−0.94	0.56	−0.70	−0.73	−0.23	−0.20	−0.12	0.72
	N_{180}	−0.22	−1.59	0.36	−0.86	−1.32	−0.99	−0.36	−0.13	1.08
	N_{270}	0.14	−0.38	0.38	−0.95	−1.31	−1.14	−0.43	−0.35	0.13

性和促进根系活力，是本试验条件下最佳的水氮运筹方式。因此，在水稻生长的前、中期要使土壤保持湿润，同时要保持适量的氮肥供应以满足前期的营养生长和结实期子粒生育的需求，防止早衰，以达到水肥协调促产的目的。

2.6　不同水氮处理对结实期物质转运的影响

不同水氮处理对抽穗至成熟期物质积累和运转的影响均达显著或极显著水平，且互作效应显著（表 4）。W_3 处理茎鞘、穗干重及抽穗后物质累积量显著低于 W_2 和 W_1；而茎鞘输出率、转换率却相反，均随灌水量的增加而降低。茎鞘干重随施氮量的增加而增加，但 N_{270}和 N_{180}差异不显著；成熟期最大穗干重是在 W_2 处理下施氮量为 180 kg/hm^2 获得，继续增加施氮量会导致穗干重的下降。抽穗后干物质累积量变化趋势为 $N_{180} > N_{270} > N_{90} > N_0$，表明高氮处理增加了抽穗期前地上部物质的生产量，却降低了抽穗至成熟期干物质累积的增加量；而茎鞘物质的输出率和转换率，总体趋势随氮肥水平的增加而减少。

计算灌水、施氮两因子互作效应结果（表 5）表明，最优耦合处理为 W_2N_{180}，其互作效应在物质累积、转运和穗干重的影响均为正效应，充分发挥了水氮耦合的优势；其他各水氮处理，出现交互效应优势减弱甚至出现负效应，均不利于水稻后期的生长。W_3 和氮肥的互作效应对各衰老指标的影响多数为负效应，且氮肥的过量投入会导致负效应的加重。

2.7　不同水氮处理对产量构成因素及产量的影响

表 6 可见，各水氮处理对水稻产量的影响达显著水平，且互作效应显著，产量以 W_2N_{180}处理最高。各灌水方式对产量构成因素均有显著影响，对千粒重的影响达极显著水平。W_3 处理有效穗数、穗粒数、结实率及千粒重均显著低于 W_2 和 W_1 处理；氮肥除对千粒重的影响不显著外，对其他指标均达极显著水平，表明千粒重受灌水方式的影响高于氮肥处理。有效穗随施氮量的增加而增加，但每穗粒数为先增大（N_0～N_{180}）后减小（N_{270}）的趋势；结实率随施氮量的增加而降低，施氮过多（N_{270}）和 W_3 处理均会导致千粒重下降。对产量及其构成因素相关分析表明，产量受穗粒数和有效穗影响较大，相关系数分别为 0.978** 和 0.880**。

从表 5 结果可知，W_2 和施氮处理对穗粒数的交互作用为正值，对产量的影响只有 W_2N_{180}处理交互作用为正值，W_2N_{90}和 W_2N_{270}交互作用均为负值，表明 W_2N_{180}处理的水氮运筹能相互促进产量的提高，能发挥水氮耦合的优势，这与水氮调控措施对生理

表4 不同水氮处理对茎鞘物质转运的影响

Table 4 Effects of different water-nitrogen treatment on material transport in stem-sheath

灌水方式 Irrigation method	施氮量 N rate	SSWH (g/plant)	SSWM (g/plant)	PWM (g/plant)	DMAH (g/plant)	EPSS (%)	TPSS (%)
W_1	N_0	29.1±2.5 df	20.9±2.1 fg	32.4±2.3 ef	13.1±1.2 ef	28.3±3.2 abc	25.4±2.6 bc
	N_{90}	37.9±3.3 bc	28.5±1.9 cde	39.1±4.7 cd	15.1±1.2 de	24.8±2.9 cde	24.0±3.1 cd
	N_{180}	48.3±2.9 a	38.1±3.3 a	50.4±3.1 ab	19.8±2.0 b	21.2±4.1 efg	20.4±2.7 de
	N_{270}	50.6±3.6 a	41.5±4.7 a	47.8±3.5 b	18.4±1.5 bc	18.1±3.4 g	19.1±4.3 e
W_2	N_0	30.3±2.3 df	21.1±2.3 fg	35.1±3.1 de	14.7±1.4 de	30.2±3.3 a	26.0±3.1 bc
	N_{90}	38.5±3.2 b	27.1±2.4 de	42.2±4.0 c	17.7±1.6 bcd	29.5±3.6 ab	26.9±2.5 bc
	N_{180}	50.0±3.6 a	37.2±3.6 ab	54.3±3.2 a	22.9±2.7 a	25.7±4.2 bcd	23.6±2.8 cd
	N_{270}	51.1±4.0 a	40.5±4.6 a	50.4±3.2 ab	20.1±2.2 ab	20.7±3.3 fg	21.0±3.0 de
W_3	N_0	26.8±2.3 f	18.5±1.9 g	26.0±2.5 g	10.8±1.1 f	31.1±3.6 a	32.0±2.8 a
	N_{90}	32.9±2.7 cd	24.3±2.4 ef	29.4±2.8 f	12.5±1.3 ef	26.1±2.9 bc	29.2±4.2 ab
	N_{180}	40.9±2.5 b	30.9±3.2 cd	35.5±2.4 de	16.9±1.3 cd	24.3±3.0 cdef	28.0±2.7 b
	N_{270}	42.0±3.6 b	32.6±4.0 bc	35.0±3.1 de	15.1±1.0 de	22.3±2.4 def	26.7±2.5 bc
F 值 *F* value	灌水 W	5.63*	2.87*	17.91**	9.73**	3.75*	4.87*
	施氮 N	20.46**	17.39**	67.24**	8.52*	11.93**	27.69**
	W×N	3.98*	2.37*	5.71*	3.69*	4.12*	4.86*

SSWH—抽穗期茎鞘干重 Stem-sheaths weight in heading；SSWM—成熟期茎鞘干重 Stem-sheaths weight in maturing；PWM—成熟期穗干重 Panicle weight in maturing；DMAH—抽穗后干物质积累量 Dry-matter accumulation after heading；EPSS—茎鞘物质输出率 Export percentage of stem-sheaths；TPSS—茎鞘物质转换率 Translocation percentage of stem-sheaths. 不同字母表示差异达5%水平显著显著，下同 Different letters means significant at the 5% level，the same symbol is used for other Tables.

表5 不同水氮处理对茎鞘物质转运、穗粒数及产量的互作效应分析

Table 5 Analysis of different water-nitrogen treatment on material transport in stem-sheath，spikelets panicle and yield

灌水方式 Irrigation method	施氮量 N rate	SSWH	SSWM	PWM	DMAH	EPSS	TPSS	穗粒数 Spikelets panicle	实际产量 Grain yield
W_2	N_{90}	−0.28	−0.82	0.19	0.48	1.27	1.16	0.52	−99.95
	N_{180}	0.25	−0.58	0.59	0.75	1.43	1.34	2.48	44.00
	N_{270}	−0.34	−0.6	−0.07	0.04	0.36	0.63	1.26	−70.80
W_3	N_{90}	−1.34	−0.9	−1.66	−0.17	−0.49	0.47	−2.96	−515.3
	N_{180}	−2.58	−2.37	−3.19	−0.29	0.12	0.53	−2.34	−483.4
	N_{270}	−3.15	−3.21	−4.28	−0.51	−0.72	−0.7	−2.87	−584.6

指标的影响所得到的最佳的水氮运筹方式结论一致。其他各水氮处理，出现交互效应优势减弱甚至出现负效应，均不利于水稻产量的提高。根据水氮互作效应还可看出，W_3 和氮肥的互作效应对产量的影响为负效应，且施氮量不足或过剩均会导致负效应的加重，本试验旱作条件下施氮量以 90～180 kg/hm^{2}为宜。

3 讨论

活性氧是作物光合、呼吸、固氮等代谢过程的产物[1]，其在抗氧化酶及抗氧化剂的协同作用下，使作物体内活性氧的产生与清除处于平衡，不会导致细胞受到伤害[6,22]。但随作物衰老进程的推进和栽培环境的改变，会造成一系列的生理变化，导致活性氧的平衡发生改变[7]。本研究表明，旱种、淹灌及不合理的施氮量，均会促进水稻体内自由基的产生，促使剑叶 Pn、可溶性蛋白和 SOD、CAT、POD 降低；但 CAT 下降速率快于 SOD，CAT 的迅速下降可能导致 H_2O_2 的累积。POD 与叶绿素降解和膜脂过氧化有关，又是防御活性氧毒害酶系统的成员[22]，具有非专一性。岳寿松等[23]对小麦，朱诚等[24]对水稻叶片衰老的研究表明，在抽穗开花期后，POD 变化平稳，直到黄熟期后急剧上升。而本研究中，POD 在抽穗后变化较平稳且维持在较高水平，但之后会出现一个显著下降的过程，而后又略微升高，与前人研究结果相似且存在一定差异，这可能与 POD 功能的多

表 6　不同水氮处理对产量及其构成因素的影响

Table 6　Effects of different water-nitrogen treatment on yield and yield components

灌水方式 Irrigation method	施氮量 N rate	有效穗 Effective panicles ($\times 10^4$/hm^2)	穗粒数 Spikelets (No./panicle)	结实率 Seed setting rate (%)	千粒重 1000-grain wt. (g)	实际产量 Grain yield (kg/hm^2)
W_1	N_0	167 ± 10 de	164 ± 9 ef	83.6 ± 1.5 a	27.5 ± 0.6 cde	6272 ± 357 de
	N_{90}	190 ± 12 bc	178 ± 11 cd	81.5 ± 3.0 ab	28.7 ± 0.4 abcd	7222 ± 672 c
	N_{180}	212 ± 12 a	193 ± 13 ab	79.3 ± 2.2 b	30.3 ± 0.6 a	9134 ± 553 ab
	N_{270}	215 ± 20 a	185 ± 16 bc	76.4 ± 3.1 c	29.7 ± 0.5 abc	8573 ± 608 b
W_2	N_0	179 ± 11 d	168 ± 11 de	84.9 ± 2.0 a	27.6 ± 0.5 bcde	6797 ± 524 cd
	N_{90}	192 ± 9 bc	184 ± 10 bc	82.5 ± 1.7 ab	29.3 ± 0.3 abcd	7547 ± 892 c
	N_{180}	217 ± 14 a	202 ± 16 a	79.3 ± 1.9 b	30.8 ± 0.3 a	9747 ± 490 a
	N_{270}	219 ± 17 a	192 ± 13 ab	77.6 ± 2.2 c	30.0 ± 0.6 ab	8957 ± 679 ab
W_3	N_0	157 ± 7 e	149 ± 8 g	80.0 ± 1.2 b	28.1 ± 0.4 bcde	4847 ± 333 f
	N_{90}	171 ± 10 d	157 ± 12 fg	77.4 ± 1.8 c	27.8 ± 0.3 bcde	5567 ± 701 ef
	N_{180}	184 ± 10 c	172 ± 10 de	73.4 ± 1.4 cd	27.2 ± 0.4 de	6743 ± 664 cd
	N_{270}	200 ± 15 b	164 ± 13 ef	72.0 ± 1.9 d	26.3 ± 0.5 e	5979 ± 502 de
F 值 *F* value	灌水 W	4.79*	5.55*	5.59*	8.27**	136.7**
	施氮 N	19.4**	109.6**	25.8**	2.23	53.7**
	W × N	0.18	2.81*	1.41	2.01	3.68*

样性有关。水氮处理在抽穗 0—14 d 期间，对剑叶各衰老指标的影响存在显著或极显著的互作效应。而水氮交互效应分析表明，W_2N_{180}处理互作效应在抗衰老水氮调控措施上较所有水氮处理优越，能抑制活性氧的累积，且对其他各指标绝大多数的交互作用为正值，能增加保护酶活性和促进根系的活力，为本试验条件下延缓剑叶衰老最佳的水氮运筹方式。

本研究还可看出，水氮互作对水稻衰老的整个过程中，不同测定时期各生理指标与产量相关分析表明，O_2^-、H_2O_2 和 MDA 与产量均呈显著或极显著负相关，以抽穗后 14 d 相关性最低，分别为 −0.757**、−0.602* 和 −0.830**；根系活力、剑叶保护酶活性、Pn 及可溶性蛋白与产量均呈显著或极显著正相关，且 SOD、CAT、可溶性蛋白及根系活力在抽穗后 7d 与产量相关性最大，分别为 0.884**、0.948**、0.855** 和 0.705**；Pn、POD 在抽穗后 14 d 与产量相关性最大，分别为 0.916** 和 0.643**。衰老过程中地下与地上部也密切相关，根系活力与剑叶保护酶活性、Pn 及可溶性蛋白呈显著或极显著正相关，与 O_2^-、H_2O_2 和 MDA 呈显著负相关，因此，在水肥调控上应注意保持水稻抽穗后 7～14 d 的水氮互作效应，对保持根系活力、延缓根系衰老和增产至关重要。但根系形态和机能在衰老过程中对各水肥处理的响应及与地上各衰老指标变化的因果关系有待进一步研究。

何园球等[25]研究表明，不同的水、磷处理下，水稻在 61～120 d 对磷素的吸收及地上部物质的积累存在极显著的交互作用。从本试验结果来看，水、氮互作对水稻抽穗至成熟期物质运转及最终产量的影响也存在显著或极显著的互作效应，这进一步证实了杨建昌[11]和陈新红[12]等的研究结果。本研究在施氮量（180 kg/hm^2）与各灌水处理下，通过计算各水、氮处理的氮肥、灌水效应结果表明，产量通过氮肥效应从 N_0～N_{90}与 N_{90}～N_{180}的增产幅度基本持平。而灌水效应，水、氮互作效应相对于 N_0、N_{90}均有显著的提高，充分发挥到以肥促水、以水调肥的目的，达到水肥耦合的效应，最终使水稻产量相对于 N_0、N_{90}达到显著的提高。在对水、氮互作效应的分析中可见，最优耦合处理为 W_2N_{180}，其互作效应对物质累积、转运和产量的影响均为正效应，能充分发挥水氮耦合的优势，增强了后期根系活力，有利于水稻根系对水分和氮素的协同吸收，促进了结实期水稻地上部物质的转运，最终促使产量的增加，达到节水、省肥的目的，这与抗衰老水氮调控措施所得到的最佳的水氮运筹方式结论相一致。其他各水氮处理，出现交互效应优势减弱甚至出现负效应，导致结实期水稻衰老指标与物质转运的相关性减弱，使水稻生长处于非正常衰老状态，均不利于水稻后期的灌浆结实。根据水氮互作效应还可看出，旱作和氮肥的

互作效应对各衰老指标的影响多数为负效应，且过量施用氮素（270 kg/hm^2）会导致负效应的加重，不仅不会起到延缓结实期水稻衰老的作用，还会导致抽穗后物质转运、每穗粒数、结实率、千粒重的下降，进而减产。因此，水稻旱作，在满足水稻对氮肥需求的前提下，施氮量可适当降至90～180 kg/hm^{2}为宜，既可缓解水、氮互作的负效应，又能充分提高水分、氮肥的利用效率。

参考文献：

[1] 刘道宏. 植物叶片的衰老[J]. 植物生理学通讯，1983，(2)：14-19.
Liu D H. Plant leaf senescence [J]. Plant Physiol. Commun.，1983，(2)：14-19.

[2] Thomas H，Smart C M. Crops that stays green [J]. Ann. Appl. Biol.，1993，123：193-219.

[3] 王忠. 植物生理学[M]. 北京：中国农业出版社，2000. 422-423.
Wang Z. Plant physiology [M]. Beijing：China Agricultural Press，2000. 422-423.

[4] 杨建昌，张亚洁，张建华，等. 水分胁迫下水稻剑叶中多胺含量的变化及其与抗旱性的关系[J]. 作物学报，2004，30(11)：1069-1075.
Yang J C，Zhang Y J，Zhang J H *et al*. Changes in contents of polyamines in the flag leaf and their relationship with drought-resistance of rice cultivars under water deficit stress [J]. Acta Agron. Sin.，2004，30(11)：1069-1075.

[5] 杨安中，李孟良，牟筱玲，等. 氮肥运筹方式对地膜旱作水稻抽穗后光合性能、剑叶衰老及产量的影响[J]. 土壤学报，2006，43(4)：703-707.
Yang A Z，Li M L，Mu X L *et al*. Effect of nitrogen application on photosynthesis and senescence of flag-leaf and yield of upland rice cultivated in mulched soil [J]. Acta Pedol. Sin.，2006，43(4)：703-707.

[6] 聂军，郑圣先，戴平安，等. 控释氮肥调控水稻光合功能和叶片衰老的生理基础[J]. 中国水稻科学，2005，19(3)：255-261.
Nie J，Zheng S X，Dai P A *et al*. Regulation of senescence and photosynthetic function of rice leaves by controlled release nitrogen fertilizer [J]. Chin. J. Rice Sci.，2005，19(3)：255-261.

[7] Tang R S，Mei C S，Wu G N. Effects of 4PU-30 on leaf senescence and degration of protein and nucleic acid in rice [J]. Chin. Rice Res. Newsl.，1995，3(4)：8-9.

[8] Lin Y J，Cao M L，Xu C G *et al*. Cultivating rice with delaying leaf-senescence by PSAG12-IPT gene transformation[J]. Acta Bot. Sin.，2002，44 (11)：1333-1338.

[9] 晏娟，尹斌，张绍林，等. 不同施氮量对水稻氮素吸收与分配的影响[J]. 植物营养与肥料学报，2008，14 (5)：835-839.
Yan J，Yin B，Zhang S L *et al*. Effect of nitrogen application rate on nitrogen uptake and distribution in rice [J]. Plant Nutr. Fert. Sci.，2008，14 (5)：835-839.

[10] 张耀鸿，张亚丽，黄启为，等. 不同氮肥水平下水稻产量以及氮素吸收、利用的基因型差异比较[J]. 植物营养与肥料学报，2006，12(5)：616-621.
Zhang Y H，Zhang Y L，Huang Q W *et al*. Effects of different nitrogen application rates on grain yields and nitrogen uptake and utilization by different rice cultivars [J]. Plant Nutr. Fert. Sci.，2006，12(5)：616-621.

[11] 杨建昌，王志琴，朱庆森. 不同土壤水分状况下氮素营养对水稻产量的影响及其生理机制的研究[J]. 中国农业科学，1996，29(4)：58-66.
Yang J C，Wang Z Q，Zhu Q S. Effect of nitrogen nutrition on rice yield and its physiological mechanism under different status of soil moisture [J]. Sci. Agric. Sin.，1996，29(4)：58-66.

[12] 陈新红，刘凯，徐国伟，等. 结实期氮素营养和土壤水分对水稻光合特性、产量及品质的影响[J]. 上海交通大学学报(农业科学版)，2004，22(1)：48-53.
Chen X H，Liu K，Xu G W *et al*. Effects of nitrogen and soil moisture on photosynthetic characters of flag leaf，yield and quality during grain filling in rice [J]. J. Shanghai Jiaotong Univ. (Agric. Sci.)，2004，22(1)：48-53.

[13] Cabangon R J，Tuong T P，Castillo E G *et al*. Effect of irrigation method and N-fertilizer management on rice yield，water productivity and nutrient-use efficiencies in typical lowland rice conditions in China [J]. Paddy Water Environ.，2004，2：195-206.

[14] Sharma B D，Kar S，Cheema S S. Yield，water use and nitrogen uptake for different water and N levels in winter wheat [J]. Fert. Res.，1990，22：119-127.

[15] 程建平，曹凑贵，蔡明历，等. 不同土壤水势与氮素营养对杂交水稻生理特性和产量的影响[J]. 植物营养与肥料学报，2008，14(2)：199-206.
Cheng J P，Cao C G，Cai M L *et al*. Effect of different nitrogen nutrition and soil water potential on physiological parameters and yield of hybrid rice. [J]. Plant Nutr. Fert. Sci.，2008，14(2)：199-206.

[16] 王爱国，罗广华. 植物的超氧物自由基与羟胺反应的定量关系[J]. 植物生理学通讯，1990，16(6)：55-57.
Wang A G，Luo G H. Quantitative relation between the reaction of hydroxylamine and superoxide anion radicals in plants [J]. Plant Physiol. Commun.，1990，(6)：55-57.

[17] 沈文飚，叶茂炳，徐朗莱，等. 小麦旗叶自然衰老过程中清除活性氧能力的变化[J]. 植物学报，1997，39(7)：634-640.
Shen W B，Ye M B，Xu L L *et al*. Changes of ability of scavenging active oxygen during natural senescence of wheat flag leaves [J]. Acta Bot. Sin.，1997，39(7)：634-640.

[18] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京：高等教育出版社，2000.
Li H S. Experimental principle and technique for plant physiology and biochemistry [M]. Beijing：Higher Education Press，2000.

[19] 任红旭，陈雄，吴冬秀. CO_2浓度升高对干旱胁迫下蚕豆光合作用和抗氧化能力的影响[J]. 作物学报，2001，27(6)：729-736.
Ren H X，Chen X，Wu D X. Effect of CO_2 on photosynthesis and antioxidative ability of brod bean plants grown under drought condition

[J]. Acta Agron. Sin., 2001, 27(6):729-736.

[20] 杨建昌,朱庆森,王志琴,等. 亚种间杂交稻光合特性及物质积累与运转的研究[J]. 作物学报,1997,23(1):82-88.
Yang J C, Zhu Q S, Wang Z Q. Photosynthetic characteristics, dry-matter accumulation and its translocation in intersubspecific hybrid rice [J]. Acta Agron. Sin., 1997, 23(1):82-88.

[21] 毛达如,申建波. 植物营养研究方法(第二版)[M]. 北京:中国农业大学出版社,2005. 52-53.
Mao D R, Shen J B. Research methods of plant nutrition (2nd ed) [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2005. 52-53.

[22] 段俊,梁承邺,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.
Duan J, Liang C Y, Huang Y W. Studies on leaf senescence of hybrid rice at flowering and grain formation stage [J]. Acta Phytophysiol. Sin., 1997, 23(2):139-144.

[23] 岳寿松,于振文,余松烈. 小麦旗叶与根系衰老研究[J]. 作物学报,1996,22 (1):55-58.
Yue S S, Yu Z W, Yu S L. Senescence of flag leaf and root in wheat [J]. Acta Agron. Sin., 1996, 22 (1):55-58.

[24] 朱诚,傅亚萍,孙宗修. 超高产水稻开花结实期间叶片衰老与活性氧代谢的关系[J]. 中国水稻科学,2002,16(4):326-330.
Zhu C, Fu Y P, Sun Z X. Relationship between leaf senescence and activated oxygen metabolism in super high yielding rice during flowering and grain formation stage [J]. Chin. J. Rice Sci., 2002, 16 (4):326-330.

[25] 何园球,李成亮,王兴祥,等. 土壤水分含量和施磷量对旱作水稻磷素吸收的影响[J]. 土壤学报,2005,42(4):628-633.
He Y Q, Li C L, Wang X X *et al*. Effect of soil moisture content and phosphorus application on phosphorus uptake by cultivated in aerobic soil [J]. Acta Pedol. Sin., 2005, 42(4):628-633.