

不同泥沙含量下受淹胁迫对鄱阳湖平原双季稻生长与产量的影响

杨士红^{1,2} 周望学^{1,2} 俞湾青³ 刘方平⁴ 徐涛⁴ 苏甜⁴

(1. 河海大学农业科学与工程学院, 南京 211100;

2. 江苏省农业水土资源高效利用与固碳减排工程研究中心, 南京 211100;

3. 浙江省水利水电勘测设计院有限责任公司, 杭州 310002; 4. 江西省灌溉试验中心站, 南昌 330201)

摘要: 为探究鄱阳湖平原区洪涝时期不同泥沙含量下受淹胁迫对双季稻生长及产量的影响, 采用大田试验与室内分析相结合的方法, 设置淹2/3株高和全淹2种受淹深度, S1(0 kg/m³)、S2(0.5 kg/m³)、S3(1.0 kg/m³)3种泥沙含量, 对淹水后6、9 d早稻和中稻的生长指标和水稻产量进行了观测研究。结果表明: 适度受淹刺激水稻伸长, 节间不断分化, 叶片伸长、增宽。早稻抽穗开花期受淹株高、节间长增加9.35%、12.75%, 2/3淹下叶面积增加11.00%。但胁迫过大抑制水稻生长, 中稻全淹下株高和分蘖数减小33.49%、29.28%, 叶面积减小30.94%, 此时中稻难以伸出水面, 导致功能叶片泥沙严重, 泥沙含量增大进一步抑制了水稻生长。受淹导致早稻和中稻穗干物质量平均减小32.35%、58.72% ($P < 0.05$)。结实率和千粒质量减小是早稻抽穗开花期受淹后产量下降的主要原因, 此时泥沙含量和淹水时间的影响并不明显。中稻全淹下泥沙导致减产加剧, S2、S3下减产率比S1下显著增加31.63%、52.20% ($P < 0.05$), 此时产量下降是穗长、有效穗数、穗粒数、结实率、千粒质量综合作用的结果。研究结果可为鄱阳湖平原区洪涝灾害治理和粮食安全保障提供理论和技术支撑。

关键词: 水稻生长指标; 泥沙含量; 受淹胁迫; 鄱阳湖平原

中图分类号: S511.4⁺2

文献标识码: A

文章编号: 1000-1298(2024)05-0323-11

OSID:



Effects of Flooding Stress on Growth and Yield of Double Cropping Rice in Poyang Lake Plain under Different Sediment Contents

YANG Shihong^{1,2} ZHOU Wangxue^{1,2} YU Wanqing³ LIU Fangping⁴ XU Tao⁴ SU Tian⁴

(1. College of Agricultural Science and Engineering, Hohai University, Nanjing 211100, China

2. Jiangsu Province Engineering Research Center for Agricultural Soil-Water Efficient Utilization, Carbon Sequestration and Emission Reduction, Nanjing 211100, China

3. Zhejiang Design Institute of Water Conservancy and Hydro-Electric Power Co., Ltd., Hangzhou 310002, China

4. Jiangxi Central Station of Irrigation Experiment, Nanchang 330201, China)

Abstract: To investigate the effects of flooding stress on the growth and yield of double cropping rice under different sediment contents during the flood period in the Poyang Lake Plain area, a combination of field experiments and indoor analysis was used. Two types of flooding depths, including 2/3 plant height and full flooding, and three sediment contents, S1 (0 kg/m³), S2 (0.5 kg/m³), and S3 (1.0 kg/m³), were set up. The growth indicators and rice yield of early and middle rice were observed and studied 6 d and 9 d after flooding. The results showed that moderate flooding stimulated rice elongation, continuous internode differentiation, and increased the leaf elongation and width. The height and internode length of flooded plants were increased by 9.35% and 12.75% during the heading-flowering stage of early rice, and the leaf area under 2/3 flooding was increased by 11.00%. However, excessive stress inhibited rice growth. The plant height and tiller number of middle rice were decreased by 33.49% and 29.28%, and the leaf area was decreased by 30.94%. At this time, it was difficult for middle rice to extend beyond the water surface, leading to severe sand deposition on functional leaves. The increase in sediment

收稿日期: 2023-10-09 修回日期: 2023-12-12

基金项目: 江西省水利科技项目(202325ZDKT03、202124ZDKT09)和国家重点研发计划项目(2018YFC1508303)

作者简介: 杨士红(1983—),男,教授,博士,主要从事农业水土资源高效利用及其农田环境效应研究, E-mail: ysh7731@hhu.edu.cn

content further inhibited rice growth. Flooding resulted in an average reduction of 32.35% and 58.72% in dry matter weight of early and middle rice panicles ($P < 0.05$). The decrease in seed setting rate and thousand grain weight was the main reason for the decrease in yield of early rice after being flooded during the heading-flowering stage, and the influence of sediment content and flooding time was not significant at this time. Under full submergence of sediment, the yield reduction of medium rice was intensified. The yield reduction rate under S2 and S3 was significantly increased by 31.63% and 52.20% compared with that under S1 ($P < 0.05$). At this time, the yield decrease was the result of the comprehensive effect of spike length, effective panicle number, grain number per panicle, seed setting rate, and thousand grain weight. The research results can provide theoretical and technical support for flood disaster management and food security guarantee in the Poyang Lake Plain area.

Key words: rice growth indicators; sediment content; flooding stress; Poyang Lake Plain

0 引言

鄱阳湖是我国主要的粮食生产区,每年4—7月鄱阳湖流域进入汛期,极易发生洪涝灾害^[1]。同时,泥沙淤积也是鄱阳湖流域长期面临的问题^[2],一旦发生洪灾,大量携沙洪水将严重影响鄱阳湖平原区水稻生产安全。早稻和中稻的生育阶段正处于洪水频发期,大量携沙洪水淹没水稻,甚至淹没水稻的旗叶和稻穗,水稻虽具有一定的厌氧耐受性,但极端淹水造成的环境胁迫^[3],对水稻生长造成极大危害。淹涝对植物的危害主要包括直接危害与次生胁迫。直接危害主要是由机械损伤造成植株倒伏、茎叶残损等,次生胁迫中最严重的是缺氧胁迫^[4],严重制约水稻的生长和发育^[5]。受淹后缺氧胁迫使水稻内部代谢紊乱,生理机能遭到严重破坏,导致减产甚至绝产^[6-7]。因此,研究淹水胁迫和泥沙含量对双季稻的生长发育以及产量的影响对鄱阳湖流域水稻生产具有重要意义。

淹水胁迫会严重影响水稻的生长发育,其中最直接的反映就是水稻形态特征和生长指标的变化,包括水稻的株高、节间长度、茎蘖数、叶片、干物质等。水稻对洪水具有很强的耐受性,但一般现代水稻品种对于超过3 d的没顶洪水以及长期淹水(>10 cm)的逆境并不适应^[8]。“平静”和“逃避”是两种截然不同的策略^[5,9],使水稻能应对不同类型的洪水。平静策略的生理特征是在浸没期间抑制植株伸长^[5]。而一般的水稻品种通过逃避策略(枝条伸长)来应对洪水,淹水胁迫下,水稻叶柄和茎快速伸长生长^[5,10],使叶尖暴露在水面以上,获得充足的氧气和二氧化碳,以此来提高生存机会^[11]。晏军等^[12]对拔节期杂交中稻进行盆栽试验发现,受淹后,株高、节间显著伸长,且株高增长量、节间长度、最长叶片长度均与淹水深度和时间呈显著相关关系。在半淹水涝害下,水稻生长过程中分蘖的发生和茎秆的伸长存在一定的竞争与补偿机制,当大部

分能量用于茎秆的伸长以此避免被淹没时,水稻分蘖受到抑制^[13]。KAR等^[14]研究表明,随淹水深度增加,有效分蘖数不断减少,最大降幅达48%。短历时淹涝胁迫情况下,叶片有一定程度的伸长、增宽,能促进水稻叶面积(LAI)的增长^[15]。但长期淹水胁迫下,叶片变黄、绿叶减少,晏军等^[12]研究发现拔节期杂交中稻淹水后黄叶数和最长叶长显著增加,且与淹水深度和时间呈正相关。水稻淹水后碳水化合物含量被认为是关键耐淹标准^[12,16],因为碳水化合物储备不足会阻碍分生组织重新进行光合作用和重建,最终影响产量^[17]。水稻在遭受淹涝胁迫后,会调节各器官生物量的分配,一般表现为,叶片、茎秆的干物质分配系数较大,根系、穗部的干物质分配系数明显减小^[18]。MAUCHAMP等^[19]研究发现,中度胁迫条件下,部分淹水植物老的基生叶衰老使新生的组织、幼嫩叶分配到更多的营养而增强生长,增加了碳同化,提高了生物量,干物质积累增加12%~20%。

淹涝胁迫对稻株的伤害程度可以从水稻产量上直接表现出来,水稻产量的变化也是水稻受淹涝胁迫后的最终体现^[20]。产量的变化由多种因素共同作用,与水稻生育期、淹水历时、淹水深度以及洪水浑浊度都有紧密关系,其中淹水时长的影响最为显著^[4]。水稻受淹后根据受淹胁迫程度,造成的产量损失在10%~100%之间^[21]。无论什么生育期受淹,4 d以上的淹涝胁迫,均导致产量不同程度的降低^[22]。

已有研究多是对淹水深度和淹水时间影响开展研究,而对于泥沙含量对受涝减产机理影响的研究鲜见报道。但实际上,洪水往往携带大量泥沙,泥沙附着在水稻叶片上会导致气孔堵塞,浑浊泥浆水的遮蔽作用进一步抑制了水中的光折射和光传输,从而加剧了受淹胁迫。因此,为进一步揭示受淹胁迫中泥沙的影响,在淹水深度、淹水时间两个因素的基础上,引入泥沙含量影响因子,开展不同泥沙含量下

双季稻受淹胁迫研究,为鄱阳湖平原区洪涝灾害治理与粮食安全保障提供理论和技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验在江西省灌溉试验中心站试验基地进行,位于赣抚平原灌区南昌县向塘镇(28°26'N,116°0'E,海拔为22 m)。赣抚平原灌区为典型的亚热带湿润季风性气候区,年平均气温17.5℃,年平均日照时数1720.8 h,年平均蒸发量1139 mm,年平均降雨量1747 mm。降雨量全年分布不均,4—6月降雨较多,占全年降雨量的48%,7—9月降雨较少,仅占全年降雨量的20%。试验区土壤为黄泥土,土质粘重,其基本理化性状为:pH值为6.14、全氮含量(质量比)为1.34 g/kg、全磷含量为1.08 g/kg、全钾含量为13.2 g/kg、有机质含量为21.4 g/kg、速效氮含量为112 mg/kg、速效钾含量为176.5 mg/kg、速效磷含量为78.6 mg/kg。

1.2 试验设计

本试验于2021年进行,以早、中稻为研究对象,采用盆栽试验,盆尺寸(长×宽×高)为40 cm×30 cm×40 cm,每盆装土质量55 kg,栽培方式均采用人工移栽方式,每盆均匀播种6穴,每穴选定2株长势均匀秧苗进行栽插。针对5月下旬至6月中旬鄱阳湖平原区洪涝关键时期进行水稻涝害试验,对早稻抽穗开花期和中稻拔节孕穗期进行淹水试验研究,供试品种早稻为陆两优996,中稻为黄华占。除淹水处理时期,其余时期各处理水分管理保持一致,均采用常规灌溉;施肥时间和施肥量按当地农民习惯进行,施用农药、除虫剂等其他田间管理措施均与当地常规习惯保持一致。

试验设置泥沙含量、淹水深度、淹水时间3个因素,鄱阳湖流域各河流多年平均含沙量为0.07~0.73 kg/m³,设置S1(0 kg/m³)、S2(0.5 kg/m³)、S3(1.0 kg/m³)3个梯度泥沙含量,设置H2(淹2/3株高,简称2/3淹)、H3(全淹)2种淹水深度,设置D6(6 d)、D9(9 d)2种淹水时间,采用全组合试验,加上CK对照处理,共13个处理,每个处理3次重复(表1、2和图1)。

表1 早、中稻处理时期

Tab.1 Early and medium rice treatment period

类别	移栽时间	收获时间	生育期/d	处理阶段
早稻	2021年4月29日	2021年7月19日	82	抽穗开花期
中稻	2021年6月29日	2021年10月11日	105	拔节孕穗期

试验在水稻受涝试验区进行,试验区通过2块

表2 试验处理设计

Tab.2 Experimental treatment design

处理	泥沙含量/(kg·m ⁻³)	淹水深度	淹水时间/d
S1H2D6	0	2/3株高	6
S1H2D9	0	2/3株高	9
S1H3D6	0	全淹	6
S1H3D9	0	全淹	9
S2H2D6	0.5	2/3株高	6
S2H2D9	0.5	2/3株高	9
S2H3D6	0.5	全淹	6
S2H3D9	0.5	全淹	9
S3H2D6	1.0	2/3株高	6
S3H2D9	1.0	2/3株高	9
S3H3D6	1.0	全淹	6
S3H3D9	1.0	全淹	9
CK		对照处理,不受淹没	

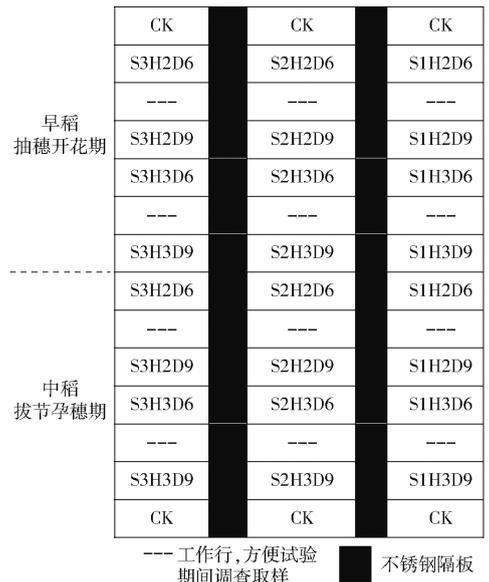


图1 试验处理布置示意图

Fig.1 Schematic of experimental processing layout

不锈钢隔板分成3个独立淹水区,每一淹水区内有10个可升降平台,可自由移动并固定高度。试验区纵剖面如图2所示。

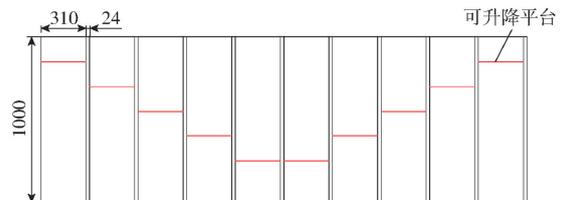


图2 水稻受淹区纵剖面示意图

Fig.2 Longitudinal profile of rice flooded area

根据设定泥沙含量,3个独立淹水区分别记为淹水区I(S1)、II(S2)、III(S3),每一淹水区体积均为10 m³。称取相应质量泥沙(泥沙提前粉碎后过2 mm筛),溶于适量水中,拌匀后倒入相应淹水区中。淹水区II泥沙含量较少,放置1台潜水泵,淹

水区Ⅲ泥沙含量较大,放置2台潜水泵,潜水泵连接1根长3 m PVC管,管上钻小孔,以水压不断冲击池底泥沙(图3),将含泥沙的水灌入图2中升降平台的盆栽中,淹水处理时期潜水泵不间断运行。淹水处理时期内,每天对各淹水区泥沙含量进行测定,结果见表3。

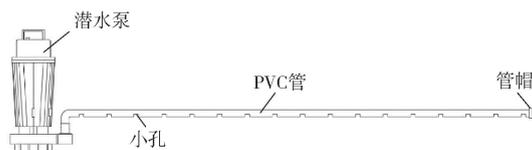


图3 泥沙含量控制装置示意图

Fig.3 Sediment content control device

表3 淹水处理时期泥沙含量

Tab.3 Sediment content during flooding treatment

淹水区	预设泥沙含量	实际泥沙含量								
		1 d	2 d	3 d	4 d	5 d	6 d	7 d	8 d	9 d
I	0	0.002	0.001	0.002	0.003	0.002	0.003	0.006	0.005	0.004
II	0.5	0.512	0.533	0.546	0.489	0.520	0.501	0.512	0.481	0.532
III	1.0	0.965	0.947	1.110	0.925	0.984	1.000	0.950	0.985	1.048

kg/m³

1.3 样品采集与测定

1.3.1 株高与分蘖数

水稻受淹开始前调查1次株高和分蘖数,受淹结束后1 d开始每7 d调查1次株高和分蘖数,直至水稻成熟期,对每盆中6穴水稻均进行测定,取平均值。

1.3.2 叶长、叶宽、节间长

抽穗开花期时,每处理每盆挖取2穴水稻,从中选取3株主茎,测定叶长、叶宽、节间长,分别测量倒1叶、倒2叶、倒3叶的叶长及最宽处叶宽,同时测量主茎各节间长度。采用长宽校正法计算叶面积,叶面积为0.75乘叶长再乘叶宽,高效叶面积为倒1叶、倒2叶、倒3叶叶面积之和。

1.3.3 干物质量及其分配

于水稻抽穗开花期和乳熟期测定水稻各部位干物质量及其分配。抽穗开花期每处理每盆挖取2穴水稻,测量完叶宽、叶长及节间长后,进行干物质量测定,乳熟期每处理每盆挖取2穴水稻进行干物质量测定。水稻挖出后,用自来水冲洗干净,将稻株茎秆、叶片、穗分离后分别装入纸袋,于干燥箱105℃

杀青15 min,再80℃干燥至质量恒定后,用天平测定干物质量。

1.3.4 产量及其构成因子

水稻成熟后,以盆为单位,记录每盆水稻的有效穗数、穗长、实粒数、空粒数、千粒质量以及产量。

以上所有调查和取样,对CK均进行平行处理。

1.4 数据统计与分析

采用Excel 2003分析试验数据,并绘制图表。采用SPSS 22.0进行显著性差异分析,采用最小显著性差异法(LSD)作多重比较分析(差异显著性水平为 $P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 株高和分蘖数

早稻抽穗开花期和中稻拔节孕穗期受淹对株高和分蘖数的影响如图4、5所示。试验结果表明,早稻受淹结束后水稻株高显著高于对照,且受淹深度越深,受淹时间越长,株高增长越多,而分蘖数则呈现减小趋势,但与对照间差距并不显著。由此可见,早稻抽穗开花期受到含沙洪水淹没时,泥沙未对株

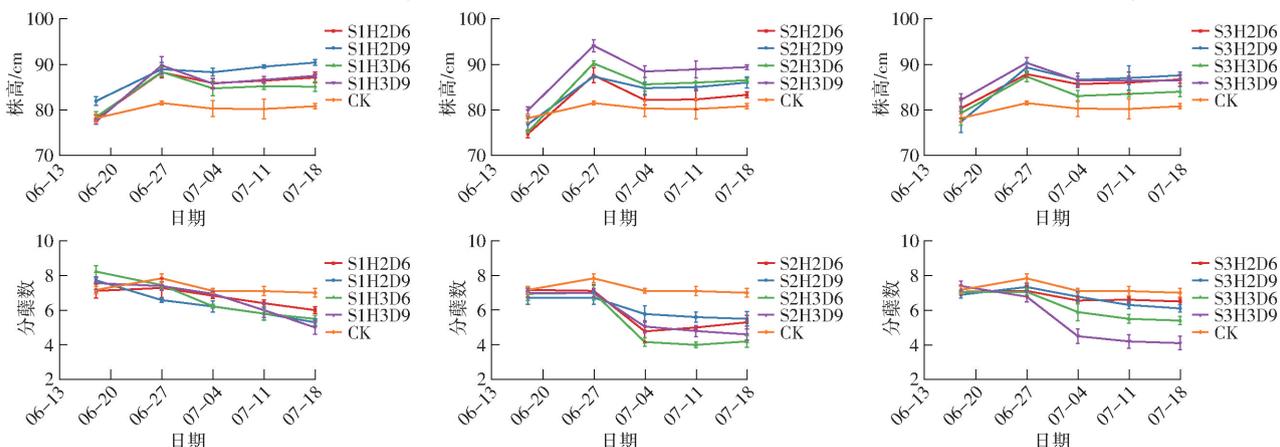


图4 早稻抽穗开花期受淹对株高和分蘖数的影响

Fig.4 Effects of flooding on plant height and tillers at heading-flowering stage of early rice

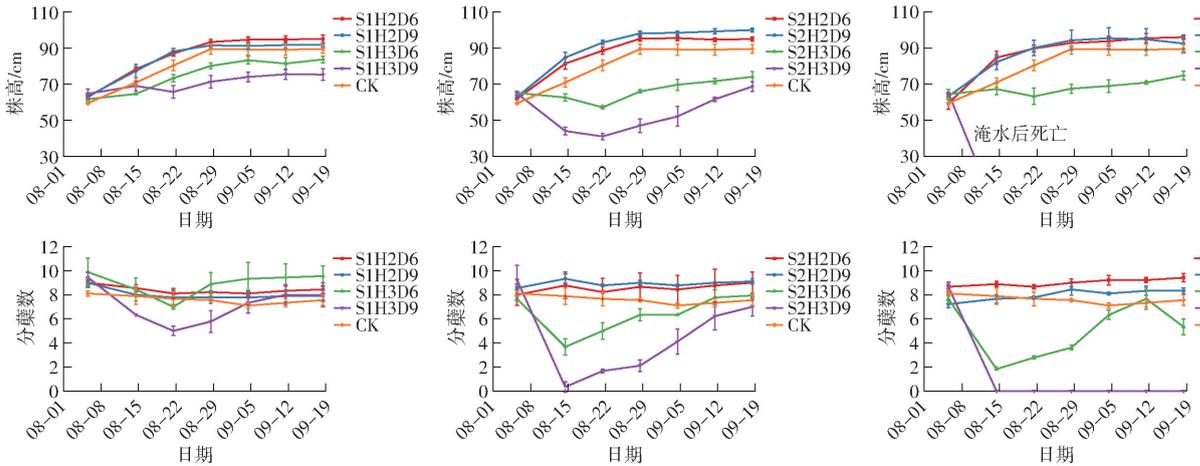


图5 中稻拔节孕穗期受淹对株高和分蘖数的影响

Fig. 5 Effects of flooding on plant height and tillers at jointing-booting stage of middle rice

高、分蘖数产生影响。这可能是因为抽穗开花期受淹后,为了获取氧气和二氧化碳,早稻茎秆、叶片明显伸长探出水面,水稻功能叶片基本位于水面之上,此时功能叶片附沙情况有限,因此受泥沙含量的影响不显著。

而泥沙含量在不同淹水深度下影响了中稻受淹后株高和分蘖数。2/3 淹刺激了水稻生长,株高和分蘖数均有所增加,且在后续生长中,仍然保持着受淹前的规律,泥沙含量对株高和分蘖数的影响并不大。这是因为中稻拔节孕穗期 2/3 淹时,水稻功能叶片均位于水面之上,功能叶片基本未有泥沙附着,因此受泥沙含量的影响不显著。而全淹下, S2、S3 比 S1 分别显著减少 18.02%、47.60% (株高) 和 31.03%、65.52% (分蘖数) ($P < 0.05$), 此时茎叶完全无法伸出水面,水稻整体位于水面下,受淹过程中浑浊的泥浆水会影响水下的光透射和光传输,这会抑制受淹时的光合作用,同时水稻功能叶片上附着泥沙严重,导致叶片气孔堵塞,进一步影响了水稻的生长生理过程,因此受泥沙影响显著。

2.2 节间长

早稻抽穗开花期受淹对节间长(抽穗开花期测量)的影响如图 6 所示(图中不同小写字母表示处理间差距显著($P < 0.05$),下同)。早稻抽穗开花期受淹胁迫导致水稻节间长显著增加($P < 0.05$)。倒 1 叶节间长并未有显著变化,但倒 2 叶、倒 3 叶节间长均显著增加,增长幅度范围分别在 19.01% ~ 44.48% 和 8.23% ~ 69.62% 间。可见,早稻节间长变化规律与株高一致。这是因为快速淹没诱导的枝条伸长是一种“逃生策略”^[5]。受淹后水稻节间组织中 O_2 浓度降低。低浓度的 O_2 可以诱导 ACC(1-氨基环丙烷-1 羧酸)合成,从而加速乙烯合成,高浓度乙烯改变水稻组织对低浓度内源赤霉素(GA3)反应的临界值,使茎组织对低浓度 GA3 更加敏感,促进

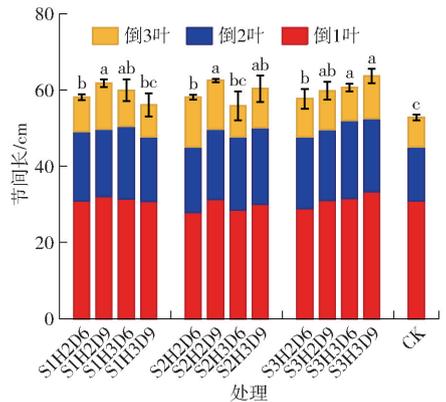


图6 早稻抽穗开花期受淹对节间长的影响

Fig. 6 Effect of flooding on internode length at heading-flowering stage of early rice

节间分生组织细胞的分裂活动,增加了节间长度,稻株伸长使水稻新梢高于水面,从而提高存活率^[23]。

中稻拔节孕穗期受淹对节间长(抽穗开花期测量)的影响如图 7 所示。中稻拔节孕穗期受淹后倒 1 叶、倒 2 叶、倒 3 叶节间长均有不同程度减小,淹水深度越深、淹水时间越长,节间长越小,泥沙含量的增加严重抑制了全淹下节间生长,导致 S2、S3 下全淹节间长较 S1 显著减小 29.45%、65.01% ($P < 0.05$)。中稻拔节孕穗期全淹下,茎叶无法伸出水

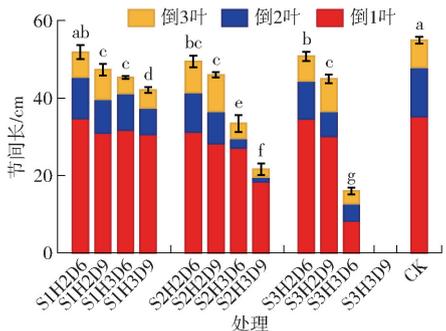


图7 中稻拔节孕穗期受淹对节间长的影响

Fig. 7 Effect of flooding on internode length at jointing-booting stage of middle rice

面,此时水稻尽可能地减小碳水化合物的消耗量,以“平静”应对淹水,这使得水稻功能叶片上附着泥沙严重,影响了水稻的生长生理过程,因此全淹下节间长受泥沙含量的影响显著。

2.3 叶宽、叶长和高效叶面积

早稻抽穗开花期受淹对叶宽、叶长与高效叶面积(抽穗开花期测量)的影响如表4所示。早稻抽穗开花期2/3淹下,叶片伸长、增宽,促进水稻叶面积增长11.00%;全淹时,叶宽、叶长减小,水稻叶面积呈减小趋势,且随淹水时间增加显著减少($P < 0.05$),受淹6、9 d 高效叶面积分别减小3.84%、15.57%。并且泥沙含量无显著影响。早稻抽穗开花期在2/3淹下,水稻叶片生长情况与株高和节间长相同,努力向上伸长以获得更多氧气和二氧化碳,并且露出水面的叶片尽可能地展开以进行充足光合作用,这导致叶宽、叶长均有所增加,高效叶面积也随之增大。但当淹水深度为全淹时,水稻大部分能量用于节间伸长以探出水面,此时叶长生长受到抑制,叶宽、叶长均小于正常情况,导致高效叶面积有所减小,且随着淹水时间的增加,高效叶面积逐渐减少,此时,泥沙含量对高效叶面积无显著影响。

表4 早稻抽穗开花期受淹对叶宽、叶长及高效叶面积的影响

Tab.4 Effects of flooding on leaf width, leaf length and efficient leaf area at heading-flowering stage of early rice

处理	叶宽/cm			叶长/cm			高效叶面积/ cm ²
	倒1 叶	倒2 叶	倒3 叶	倒1 叶	倒2 叶	倒3 叶	
S1H2D6	1.52	1.15	1.09	21.11	29.43	35.51	(78.10 ± 5.41) ^{ab}
S1H2D9	1.47	1.18	0.99	19.94	27.33	34.29	(71.48 ± 2.82) ^{bc}
S1H3D6	1.41	1.17	1.07	17.34	25.07	32.26	(66.14 ± 1.32) ^c
S1H3D9	1.32	1.15	1.02	16.24	23.06	28.20	(57.36 ± 1.67) ^d
S2H2D6	1.43	1.21	1.06	24.04	30.14	34.03	(80.07 ± 4.16) ^{ab}
S2H2D9	1.49	1.20	0.93	22.10	28.48	29.70	(70.90 ± 5.34) ^{bc}
S2H3D6	1.32	0.95	0.93	23.65	27.20	30.35	(64.50 ± 2.91) ^{cd}
S2H3D9	1.30	1.10	1.00	17.30	23.05	30.00	(58.33 ± 2.03) ^d
S3H2D6	1.53	1.20	1.13	23.33	28.40	34.50	(81.94 ± 0.63) ^a
S3H2D9	1.48	1.18	1.12	21.08	28.53	33.93	(77.05 ± 2.29) ^b
S3H3D6	1.42	1.09	1.05	20.17	26.92	31.63	(68.41 ± 2.43) ^c
S3H3D9	1.29	1.05	0.98	17.53	24.08	31.80	(59.07 ± 2.42) ^d
CK	1.41	1.02	0.96	21.90	28.83	33.67	(68.98 ± 3.38) ^c

注:同列数据不同小写字母表示各处理在0.05水平下差异显著,下同。

中稻拔节孕穗期受淹对叶宽、叶长与高效叶面积(抽穗开花期测量)的影响如表5所示。中稻拔节孕穗期受淹胁迫下叶宽、叶长随淹水深度和淹水时间增加而逐渐减小,但不同泥沙含量下差异不大。这可能是因为拔节孕穗期受淹导致水稻分蘖受阻,

新叶形成和生长受阻,叶片的宽度、长度明显较小^[15]。分析其高效叶面积可知,中稻拔节孕穗期受淹胁迫时,高效叶面积均有不同程度减小。随淹水深度和淹水时间增加,高效叶面积不断减小,泥沙含量在全淹9 d的情况下,对高效叶面积存在显著影响($P < 0.05$),S2H3D9 高效叶面积比 S1H3D9 显著减小34.25%,S3H3D9 甚至死亡。这是因为此时水稻生长已受到不可逆转的破坏。但在其余受淹情况下,泥沙含量造成的影响并不大。

表5 中稻拔节孕穗期受淹对叶宽、叶长及高效叶面积的影响

Tab.5 Effects of flooding on leaf width, leaf length and effective leaf area at jointing-booting stage of middle rice

处理	叶宽/cm			叶长/cm			高效叶面积/ cm ²
	倒1 叶	倒2 叶	倒3 叶	倒1 叶	倒2 叶	倒3 叶	
S1H2D6	1.46	1.13	1.02	33.70	33.50	38.10	(94.46 ± 4.14) ^{ab}
S1H2D9	1.47	1.07	0.95	32.83	29.87	35.70	(85.70 ± 5.20) ^{bc}
S1H3D6	1.30	0.99	0.89	27.25	28.88	33.43	(70.94 ± 2.93) ^{de}
S1H3D9	1.21	0.92	0.79	26.28	26.28	30.70	(60.67 ± 1.76) ^e
S2H2D6	1.41	1.17	1.07	32.33	32.55	36.45	(91.48 ± 3.93) ^b
S2H2D9	1.34	1.06	0.98	29.86	30.46	35.46	(80.92 ± 3.60) ^c
S2H3D6	1.19	0.96	0.86	25.92	32.26	29.56	(65.09 ± 3.07) ^e
S2H3D9	0.79	0.85	0.75	14.35	26.53	24.48	(39.89 ± 2.49) ^f
S3H2D6	1.43	1.10	1.05	36.16	34.34	35.60	(95.24 ± 4.01) ^{ab}
S3H2D9	1.43	1.07	0.96	33.70	30.67	33.83	(85.16 ± 0.66) ^{bc}
S3H3D6	1.22	1.16	1.07	24.80	29.60	29.50	(72.38 ± 1.49) ^d
S3H3D9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	(0.00 ± 0.00) ^g
CK	1.40	1.15	1.08	34.23	39.17	39.40	(101.58 ± 3.61) ^a

2.4 干物质积累与分配

早稻受淹结束后,分析抽穗开花期和乳熟期测定的各处理叶、茎、穗干物质质量(图8)可知,早稻抽穗开花期受淹胁迫后导致抽穗开花期叶、茎干物质质量有不同程度增加。至乳熟期时,2/3淹(H2)下叶、茎干物质质量平均减小9.00%、12.14%,而全淹(H3)导致叶、茎干物质质量增加37.14%、14.03%。穗干物质质量始终呈减小趋势,且随淹水深度增大显著减小,全淹下穗干物质质量比2/3淹小48.86%。但泥沙含量和淹水时间的增加对早稻抽穗开花期受淹后干物质质量的变化影响不大。这是因为早稻在受淹时的响应策略加快了茎叶的伸长,但是由于光合作用受到抑制,最终导致穗的生长受到了影响。

中稻受淹结束后,分析抽穗开花期和乳熟期测定的各处理叶、茎、穗干物质质量(图9)可知,受淹导致叶、穗干物质质量均显著减小,除2/3淹6 d 导致茎干物质质量有所增加,其他处理茎干物质质量显著减小。这是因为短历时的受淹使中稻为了将叶片伸出水面株高有所增加所致。受淹后各处理干物质质量变化规

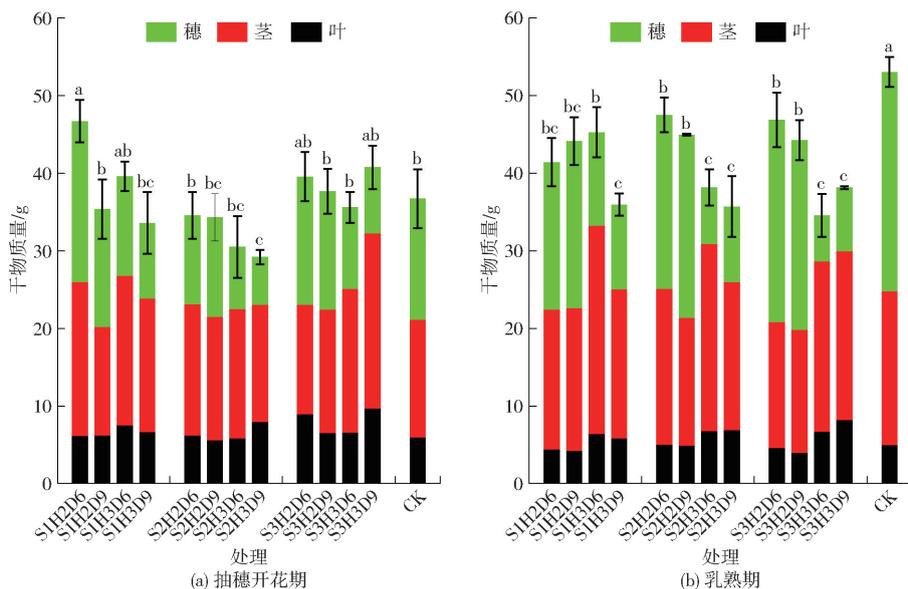


图 8 早稻抽穗开花期受淹对不同生育期干物质质量的影响

Fig. 8 Effects of flooding at heading-flowering stage of early rice on dry matter at different growth stages

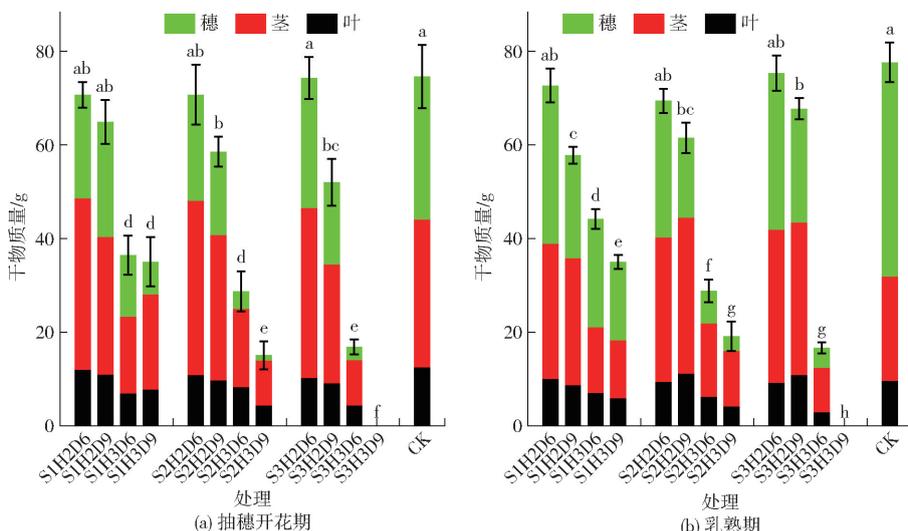


图 9 中稻拔节孕穗期受淹对不同生育期干物质质量的影响

Fig. 9 Effects of flooding at jointing-booting stage of middle rice on dry matter at different growth stages

律与抽穗开花期时基本一致,2/3 淹(H2)对叶干物质质量影响不大,此时仍能进行一定的光合作用积累干物质,导致茎干物质质量显著增加($P < 0.05$),平均增加幅度为 39.03%,而全淹(H3)时导致叶、茎干物质质量显著减小($P < 0.05$),平均减小幅度为 46.59%、39.37%。2/3 淹(H2)和全淹(H3)导致穗干物质均显著减小,且随着泥沙含量、淹水深度、淹水时间增加,减小幅度不断增大。

2.5 产量及其构成因子

2.5.1 对早稻产量及其构成因子的影响

早稻抽穗开花期受淹后产量及其构成因子见表 6,产量与其构成因子间的相关关系见表 7。

抽穗开花期受淹胁迫导致早稻有所减产,淹水深度影响显著,全淹下减产率比 2/3 淹下显著增大 36.30% ($P < 0.05$),且全淹下各处理减产率均超过

50%,减产严重。此时,泥沙含量和淹水时间的影响并不明显。

分析产量构成因子可知,早稻抽穗开花期受淹胁迫后穗长、有效穗数和穗粒数没有明显变化规律,这主要是因为受淹时早稻已经抽穗开花,此时穗长、有效穗数、穗粒数基本已经固定,受淹胁迫对这 3 个指标的影响并不大,因此穗长、有效穗数、穗粒数与产量之间的相关性较弱。千粒质量下降是早稻抽穗开花期受淹后产量下降的原因之一,千粒质量与产量间的相关系数 r 为 0.64。结实率降低是早稻抽穗开花期减产明显的主要原因,结实率和产量间存在强相关性,相关系数达 0.95。可以发现,早稻抽穗开花期后结实率均有所下降,且不同淹水深度下差异显著,全淹下结实率比 2/3 淹下显著小 42.67% ($P < 0.05$),泥沙含量和淹水时间的影响并不明显。

表6 早稻抽穗开花期受淹对产量及其构成因子的影响

Tab. 6 Effects of flooding at heading-flowering stage of early rice on yield and its constituent factors

处理	穗长/cm	有效穗数/个	穗粒数/粒	千粒质量/g	结实率/%	产量/(g·盆 ⁻¹)
S1H2D6	(39.67 ± 2.85) ^{bc}	(19.13 ± 0.23) ^b	(105.56 ± 7.55) ^{ab}	(11.57 ± 0.34) ^{bc}	(52.52 ± 3.61) ^c	(58.00 ± 5.54) ^b
S1H2D9	(36.33 ± 2.03) ^c	(19.90 ± 0.16) ^a	(104.46 ± 2.41) ^{ab}	(11.75 ± 0.25) ^{ab}	(62.37 ± 2.63) ^b	(61.77 ± 4.44) ^b
S1H3D6	(40.67 ± 1.45) ^b	(19.92 ± 0.38) ^a	(114.92 ± 6.35) ^a	(11.12 ± 0.26) ^c	(23.32 ± 4.39) ^e	(37.02 ± 2.87) ^c
S1H3D9	(39.67 ± 2.60) ^{bc}	(19.50 ± 0.41) ^{ab}	(106.79 ± 3.56) ^a	(10.35 ± 0.13) ^d	(24.73 ± 3.57) ^e	(35.26 ± 4.48) ^c
S2H2D6	(40.00 ± 2.65) ^{bc}	(19.12 ± 0.38) ^b	(96.79 ± 4.74) ^b	(11.98 ± 0.15) ^{ab}	(57.24 ± 10.88) ^{bc}	(59.17 ± 8.18) ^b
S2H2D9	(38.00 ± 2.00) ^{bc}	(19.32 ± 0.45) ^b	(102.45 ± 4.98) ^{ab}	(11.66 ± 0.12) ^b	(67.75 ± 4.48) ^{ab}	(66.78 ± 2.30) ^b
S2H3D6	(45.67 ± 2.03) ^a	(18.89 ± 0.17) ^b	(90.10 ± 2.16) ^b	(10.84 ± 0.91) ^{cd}	(19.35 ± 5.77) ^e	(29.94 ± 4.65) ^c
S2H3D9	(40.00 ± 0.58) ^b	(19.27 ± 0.32) ^b	(97.74 ± 3.96) ^b	(11.14 ± 0.27) ^c	(27.74 ± 5.31) ^{de}	(37.86 ± 2.87) ^c
S3H2D6	(40.33 ± 0.88) ^b	(19.53 ± 0.26) ^{ab}	(108.95 ± 4.22) ^a	(11.95 ± 0.23) ^{ab}	(71.33 ± 0.78) ^a	(81.25 ± 2.79) ^a
S3H2D9	(42.33 ± 0.67) ^{ab}	(20.01 ± 0.24) ^a	(105.59 ± 1.06) ^a	(11.74 ± 0.16) ^b	(67.30 ± 3.54) ^{ab}	(76.02 ± 4.75) ^a
S3H3D6	(45.00 ± 3.51) ^{ab}	(18.11 ± 0.41) ^c	(93.12 ± 5.25) ^b	(11.85 ± 0.29) ^{ab}	(31.48 ± 4.82) ^{de}	(41.69 ± 5.00) ^c
S3H3D9	(34.67 ± 1.67) ^c	(19.57 ± 0.27) ^{ab}	(109.00 ± 5.64) ^a	(11.13 ± 0.04) ^c	(36.52 ± 4.37) ^d	(38.44 ± 2.93) ^c
CK	(43.56 ± 1.57) ^{ab}	(19.38 ± 0.28) ^b	(103.41 ± 4.62) ^{ab}	(12.05 ± 0.10) ^a	(72.75 ± 1.56) ^a	(83.92 ± 3.24) ^a

表7 受淹胁迫后早稻产量与其构成因子间的相关系数

Tab. 7 Correlation coefficient between early rice yield and its component factors after flooding stress

产量及其构成因子	穗长	有效穗数	穗粒数	结实率	千粒质量
有效穗数	-0.53				
穗粒数	0.68	-0.50			
结实率	0.17	0.02	0.11		
千粒质量	-0.09	0.11	-0.16	0.62	
产量	0.14	0.20	0.16	0.95	0.64

注: $|r| \geq 0.8$ 高度相关; $0.5 \leq |r| < 0.8$ 中度相关; $0.3 \leq |r| < 0.5$ 低度相关,下同。

综上所述,早稻抽穗开花期受淹胁迫导致不同程度减产,且全淹下减产显著大于2/3淹,泥沙含量和淹水时间的影响不显著。综合分析产量及其构成因子,水稻抽穗开花期受淹胁迫后结实率降低是产量下降的最主要原因,千粒质量下降是次要原因。

2.5.2 对中稻产量及其构成因子的影响

中稻拔节孕穗期受淹后产量及其构成因子见表8,产量与其构成因子间的相关关系见表9。

淹水深度的增加导致水稻减产严重,全淹下减产率比2/3淹下显著增大47.77% ($P < 0.05$),全淹下中稻减产严重。泥沙含量对2/3淹下产量的影响并不大,这是因为2/3淹时,水稻功能叶片基本位于水面之上,泥沙并未附着在叶片上,功能叶片后续光合作用基本正常,因此2/3淹时产量减小幅度有限,且泥沙含量影响不大。泥沙含量对全淹下产量影响显著,全淹6d时,S2、S3下减产率比S1显著增加39.92%、60.86% ($P < 0.05$),全淹9d时,S2、S3下减产率比S1显著增加23.33%、43.54% ($P < 0.05$)。中稻拔节孕穗期全淹时,水稻生长发育受到严重抑制,水稻茎叶难以伸出水面,水稻功能叶片上附着泥沙,影响了叶片光合作用及其他生理功能,

表8 中稻拔节孕穗期受淹对产量及其构成因子的影响

Tab. 8 Effects of flooding at jointing-booting stage of middle rice on yield and its constituent factors

处理	穗长/cm	有效穗数/个	穗粒数/粒	千粒质量/g	结实率/%	产量/(g·盆 ⁻¹)
S1H2D6	(46.00 ± 0.58) ^b	(21.58 ± 0.32) ^{ab}	(141.43 ± 2.83) ^a	(10.04 ± 0.21) ^b	(83.10 ± 1.63) ^{bc}	(111.44 ± 5.07) ^a
S1H2D9	(45.67 ± 2.03) ^{bc}	(21.62 ± 0.47) ^{ab}	(139.40 ± 4.69) ^a	(9.78 ± 0.14) ^b	(81.16 ± 2.04) ^c	(103.60 ± 2.50) ^b
S1H3D6	(39.33 ± 3.48) ^c	(20.02 ± 0.58) ^c	(99.58 ± 4.39) ^b	(10.39 ± 0.17) ^{ab}	(88.53 ± 1.29) ^a	(87.91 ± 4.91) ^c
S1H3D9	(23.67 ± 2.60) ^d	(18.99 ± 0.31) ^c	(95.52 ± 4.10) ^b	(9.77 ± 0.07) ^b	(83.99 ± 2.32) ^{bc}	(50.26 ± 7.04) ^d
S2H2D6	(48.00 ± 4.73) ^{ab}	(21.87 ± 0.41) ^a	(146.04 ± 10.78) ^a	(9.97 ± 0.10) ^b	(84.74 ± 0.45) ^b	(119.15 ± 5.96) ^a
S2H2D9	(46.00 ± 1.53) ^b	(21.49 ± 0.11) ^b	(142.83 ± 3.70) ^a	(9.75 ± 0.09) ^b	(81.15 ± 2.06) ^c	(106.56 ± 6.60) ^b
S2H3D6	(22.00 ± 4.16) ^{de}	(19.80 ± 1.01) ^c	(99.40 ± 3.43) ^b	(9.77 ± 0.19) ^b	(65.15 ± 6.03) ^d	(41.83 ± 5.50) ^d
S2H3D9	(17.00 ± 3.21) ^{de}	(20.81 ± 1.75) ^{bc}	(86.98 ± 6.57) ^b	(9.13 ± 0.46) ^c	(36.81 ± 5.82) ^e	(23.33 ± 4.06) ^e
S3H2D6	(51.00 ± 1.53) ^a	(22.06 ± 0.11) ^a	(133.79 ± 5.49) ^a	(9.92 ± 0.23) ^b	(84.62 ± 2.24) ^{bc}	(117.97 ± 4.32) ^a
S3H2D9	(49.67 ± 5.17) ^{ab}	(21.59 ± 0.42) ^{ab}	(142.79 ± 6.05) ^a	(9.43 ± 0.04) ^c	(81.59 ± 0.63) ^c	(103.45 ± 9.86) ^{bc}
S3H3D6	(17.00 ± 0.58) ^e	(19.75 ± 0.38) ^c	(90.27 ± 5.78) ^b	(9.61 ± 0.43) ^{bc}	(30.06 ± 2.89) ^e	(17.67 ± 2.03) ^e
S3H3D9	(0.00 ± 0.00) ^f	(0.00 ± 0.00) ^d	(0.00 ± 0.00) ^c	(0.00 ± 0.00) ^d	(0.00 ± 0.00) ^f	(0.00 ± 0.00) ^f
CK	(44.00 ± 1.00) ^{bc}	(21.85 ± 0.16) ^a	(133.85 ± 6.32) ^a	(10.70 ± 0.12) ^a	(89.71 ± 1.22) ^a	(115.43 ± 5.46) ^a

表9 受淹胁迫后中稻产量与其构成因子间的相关系数

Tab.9 Correlation coefficient between middle rice yield and its component factors after flooding stress

产量及其构成因子	穗长	有效穗数	穗粒数	结实率	千粒质量
有效穗数	0.67				
穗粒数	0.88	0.86			
结实率	0.74	0.85	0.84		
千粒质量	0.95	0.65	0.81	0.78	
产量	0.61	0.94	0.85	0.86	0.58

导致水稻产量受到严重影响。同时,淹水时间的增加导致减产进一步加剧,2/3淹和全淹下,淹水9d导致减产率较淹水6d分别显著增大10.09%、15.99% ($P < 0.05$)。

分析产量构成因子可知,中稻拔节孕穗期受淹胁迫后减产是穗长、有效穗数、穗粒数、结实率、千粒质量综合作用的结果。穗长、有效穗数、穗粒数与产量间相关系数分别为0.61、0.94、0.85,其减小主要受淹水深度的影响,泥沙含量的影响并不大。中稻拔节孕穗期受淹导致结实率显著下降,泥沙含量为S1时,结实率下降幅度不大,仅减小6.15%,但随着泥沙含量的增大,结实率显著减小,不过这种减小仅表现在全淹中,全淹下S2、S3结实率比S1显著减小39.33%、79.40% ($P < 0.05$)。同时,泥沙的存在导致全淹下淹水时间的负面影响加剧,S2、S3下,全淹9d导致结实率较全淹6d显著减小31.58%、33.50%。结实率和产量间存在强相关性,相关系数达0.86,可见结实率的下降也是导致减产的主要原因。

综上所述,中稻拔节孕穗期2/3淹对产量及其构成因子的影响并不大,但全淹导致减产严重,此时泥沙含量和淹水时间影响显著。综合分析产量及其构成因子,中稻拔节孕穗期受淹胁迫后产量下降是穗长、有效穗数、穗粒数、结实率、千粒质量综合作用的结果,其中受淹后有效穗数、穗粒数及结实率的降低是产量降低的主要原因。

3 讨论

3.1 不同泥沙含量下受淹胁迫对水稻生长的影响

淹水胁迫对双季稻的生长发育均有严重的影响^[24]。本研究发现,早稻抽穗开花期受淹促进水稻伸长,抑制了分蘖,但此时水稻生长重心是穗,对营养生长影响有限,因此变化幅度小,泥沙含量影响不大;中稻适度受淹胁迫对水稻生长有刺激作用,但全淹下严重抑制水稻生长,泥沙含量影响显著。朱广龙等^[13]也得到一致结论,在半淹水涝害胁迫下,分蘖发生显著受抑,而株高、茎秆伸长率显著增加。水

稻叶片叶面积反映水稻受淹后生长情况,也直接影响了水稻后续生长发育。本研究中,早稻抽穗期开花期2/3淹下,促进水稻叶面积增长11.00%,全淹时,水稻叶面积呈减小趋势,此时,泥沙含量无显著影响;中稻拔节孕穗期受淹胁迫下叶宽、叶长随淹水深度和淹水时间增加而逐渐减小,不同泥沙含量仅在全淹9d下影响显著。此外,宣守丽等^[25]研究发现,分蘖期全淹后,水稻绿叶、茎鞘均出现了不同程度减少,而黄叶增加,淹水时间越长,水稻受害程度越严重,恢复越缓慢。这是因为长期淹水胁迫下,叶片变黄、绿叶减少,同时新叶形成和发展受阻,叶片的宽度、长度明显较小,水稻叶面积呈减小趋势^[26]。

通过测定各部位干物质量及其分配,本研究发现,早稻抽穗开花期受淹刺激了茎叶伸长,茎叶干物质量增大,但严重影响水稻的传粉和受精,结实率降低,导致穗干物质量减小。这是水稻在遭受淹涝胁迫后,调节各器官生物量分配的结果^[18]。中稻全淹导致茎、叶干物质量显著减小 ($P < 0.05$),穗干物质量始终随着胁迫强度增加不断减小,且泥沙含量加剧了干物质量的减小。碳水化合物储备不足会阻碍分生组织重新进行光合作用和重建,最终影响产量^[17]。

3.2 不同泥沙含量下受淹胁迫对水稻产量的影响

作物长势与粮食产量息息相关^[27]。涝害造成水稻减产是综合作用的结果,大量洪水冲向稻田,造成植株倒伏、茎秆折断、叶片和根系残损等,同时洪水中携带大量泥沙和漂浮物,压伤稻株,最终导致产量下降。抽穗开花期全淹还会导致水稻颖花分化和退化,造成枝梗及颖花败育,直接影响水稻的传粉受精,造成水稻空秕率升高,产量下降。本研究也验证了此观点,早稻抽穗开花期和中稻拔节孕穗期受淹后均导致不同程度减产,且全淹下减产率显著大于2/3淹,泥沙含量增大导致中稻全淹下产量显著减小。这与宁金花等^[28]研究所发现抽穗开花期对淹涝胁迫较敏感,此时全淹5d以上,水稻几乎绝收的结果相似。不同生育期受淹导致减产的原因也各不相同。本研究发现,结实率和千粒质量减小是早稻抽穗开花期受淹后产量下降的主要原因,中稻全淹下泥沙导致减产加剧,此时产量下降是穗长、有效穗数、穗粒数、结实率、千粒质量综合作用的结果。并且,王矿等^[29-30]通过研究指出拔节孕穗期淹水导致水稻结实率降低、穗长变短、秕粒数和植株干物质量增加;孙系巍等^[31]研究发现,空壳率、秕粒率升高、千粒质量下降是乳熟期受淹减产的主要原因;张艳贵等^[32]认为,分蘖期受淹产量减小的原因是穗数减小、实粒数少、千粒质量低。

受淹胁迫导致的一系列生长生理变化抑制了水稻光合作用,淹水后无氧呼吸导致高浓度乙烯积累,诱导了叶绿素降解,乙烯引起叶绿素酶基因表达和酶活性降低^[33],从而降低了叶绿素降解过程中和结束后活性固定的潜力,导致叶绿素含量下降^[34],最终导致光合碳同化产物下降。这与 YOSHIDA^[35]提出的灌浆期受淹导致减产严重,因为70%以上的产量源于灌浆期功能叶片的光合积累的观点相同。同时无氧呼吸及水稻伸长造成能量不足,影响了非结构性碳水化合物形成与转运,最终导致减产。

4 结论

(1)早稻抽穗开花期受淹促进水稻伸长,抑制了分蘖;中稻拔节孕穗期适度受淹对水稻生长具有刺激作用,但全淹时泥沙含量和淹水时间增加使水稻生长发育受到严重影响。

(2)双季稻适度受淹时叶片伸长、增宽,高效叶

面积增加,但全淹导致其减小并且随淹水深度和淹水时间增加而逐渐减小。不同泥沙含量仅在长历时淹水胁迫下影响显著。

(3)早稻抽穗开花期受淹刺激了茎叶伸长,茎叶干物质质量增大,但严重影响水稻的传粉和受精,结实率降低,导致穗干物质质量减小。中稻拔节孕穗期适度受淹对茎、叶干物质质量影响不大,但全淹严重抑制了水稻正常生长发育,穗干物质质量始终随着胁迫强度增加不断减小。

(4)水稻受淹后均导致不同程度减产,全淹下减产率显著大于2/3淹,泥沙含量增大仅导致中稻全淹下产量显著减小。结实率和千粒质量减小是早稻抽穗开花期受淹后产量下降的主要原因,此时泥沙含量和淹水时间的影响并不明显。中稻产量下降是穗长、有效穗数、穗粒数、结实率、千粒质量综合作用的结果,其中受淹后有效穗数、穗粒数及结实率降低是产量降低的主要原因。

参 考 文 献

- [1] 王建平,李发鹏,孙嘉.关于河湖生态流量保障的认识与思考[J].水利经济,2019,37(4):9-12.
WANG Jianping, LI Fapeng, SUN Jia. Understanding and thoughts of ensuring ecological flow of rivers and lakes[J]. Journal of Economics of Water Resources, 2019, 37(4): 9-12. (in Chinese)
- [2] 叶许春,张奇,刘健,等.鄱阳湖流域天然径流变化特征与水旱灾害[J].自然灾害学报,2012,21(1):140-147.
YE Xuchun, ZHANG Qi, LIU Jian, et al. Natural runoff change characteristics and flood/drought disasters in Poyang Lake catchment basin[J]. Journal of Natural Disasters, 2012, 21(1): 140-147. (in Chinese)
- [3] FAO. The impact of natural hazards and disasters on agriculture and food and nutrition security—a call for action to build resilient livelihoods[R]. 2015.
- [4] 田志环.淹涝胁迫对水稻影响的研究进展[J].安徽农业科学,2008(1):143-145.
TIAN Zhihuan. Research advance of the influence of submergence stress on rice[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2008(1): 143-145. (in Chinese)
- [5] NAOYOSHI K, OSAMU I, JUN-ICHI S. Relationship between shoot elongation and dry matter weight during submergence in *Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud. rice cultivars[J]. Plant Production Science, 2008, 11(3): 316-323.
- [6] 陈永华,严钦泉,肖国樱.水稻耐淹涝的研究进展[J].中国农学通报,2005,21(12):151-153,159.
CHEN Yonghua, YAN Qinquan, XIAO Guoying. Progresses in research of submergence tolerance in rice[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2005, 21(12): 151-153, 159. (in Chinese)
- [7] ISMAIL A M, SINGH U S, SINGH S, et al. The contribution of submergence-tolerant (Sub1) rice varieties to food security in floodprone rainfed lowland areas in Asia[J]. Field Crops Research, 2013, 152: 83-93.
- [8] 熊振民,蔡洪法.中国水稻[M].北京:中国农业科技出版社,1992.
- [9] BAILEY-SERRES J, LEE S C, BRINTON E. Waterproofing crops: effective flooding survival strategies[J]. Plant Physiology, 2012, 160(4): 1698-1709.
- [10] JACKSON M B. Ethylene-promoted elongation: an adaptation to submergence stress[J]. Ann. Bot., 2008, 101(2): 229-248.
- [11] DAS KRISHNA K, RAMANI K S, ISMAIL A M. Elongation ability and non-structural carbohydrate levels in relation to submergence tolerance in rice[J]. Plant Science, 2005, 168: 131-136.
- [12] 晏军,吴启侠,朱建强,等.拔节期杂交中稻对淹水胁迫的响应及指示性指标探讨[J].中国稻米,2017,23(1):17-25.
YAN Jun, WU Qixia, ZHU Jianqiang, et al. Response of hybrid mid-season rice to flooding and discussion of indicative index at the jointing stage[J]. China Rice, 2017, 23(1): 17-25. (in Chinese)
- [13] 朱广龙,周桂生, EVANGELINA S, 等.涝害抑制水稻分蘖的相关生理机理研究[C]//2018中国作物学会学术年会论文摘要集,2018.
- [14] KAR G, SAHOO N, KUMAR A. Deep-water rice production as influenced by time and depth of flooding on the east coast of India[J]. Archives of Agronomy & Soil Science, 2012, 58(6): 573-592.
- [15] 于艳梅,李芳花,连萍,等.淹涝胁迫对拔节期水稻生长影响的研究[J].水资源与水工程学报,2018,29(6):240-244.
YU Yanmei, LI Fanghua, LIAN Ping, et al. Effects of submergence stress on rice growth in jointing stage[J]. Journal of

- Water Resources and Water Engineering, 2018, 29(6): 240–244. (in Chinese)
- [16] YEUNG E, BAILEY-SERRES J, SASIDHARAN R. After the deluge: plant revival post-flooding [J]. Trends in Plant Science, 2019, 24(5): 443–454.
- [17] GAUTAM P, LAL B, TRIPATHI R, et al. Role of silica and nitrogen interaction in submergence tolerance of rice [J]. Environ. Exp. Bot., 2016, 125: 98–109.
- [18] 成添, 胡继超, 林子静. 淹涝胁迫对水稻干物质分配及产量的影响 [J]. 河南农业大学学报, 2019, 53(5): 689–693, 711. CHENG Tian, HU Jichao, LIN Zijing. Effects of submergence stress on partition of dry matter and yield of rice plant [J]. Journal of Henan Agricultural University, 2019, 53(5): 689–693, 711. (in Chinese)
- [19] MAUCHAMP A, BLANCH S, GRILLAS P. Effects of submergence on the growth of *Phragmites australis* seedlings [J]. Aquatic Botany, 2001, 69(2): 147–164.
- [20] WAHA K, MULLER C, ROLINSKI S. Separate and combined effects of temperature and precipitation change on maize yields in sub-Saharan Africa for mid- to late-21st century [J]. Global and Planetary Change, 2013, 106: 1–12.
- [21] 周永进, 王斌, 许有尊, 等. 孕穗期淹水胁迫对早稻生长发育及产量的影响 [J]. 中国稻米, 2013, 19(4): 86–90.
- [22] 李玉昌, 李阳生, 李绍清. 淹涝胁迫对水稻生长发育危害与耐淹性机理研究的进展 [J]. 中国水稻科学, 1998, 12(增刊): 70–76. LI Yuchang, LI Yangsheng, LI Shaoqing. Progress in research on injury to rice growth and development under submergence stress and mechanism of submergence tolerance [J]. Chinese Journal of Rice Science 1998, 12 (Supp.): 70–76. (in Chinese)
- [23] KENDE H, VAN DER KNAAP E, CHO H T. Deepwater rice: a model plant to study stem elongation [J]. Plant Physiology, 1998, 118(4): 1105–1110.
- [24] 吴麟, 张伟伟, 葛晓敏, 等. 植物对淹水胁迫的响应机制研究进展 [J]. 世界林业研究, 2012, 25(6): 27–33. WU Lin, ZHANG Weiwei, GE Xiaomin, et al. A review of the response mechanisms of plants to waterlogging stress [J]. World Forestry Research, 2012, 25(6): 27–33. (in Chinese)
- [25] 宣守丽, 石春林, 张建华, 等. 分蘖期淹水胁迫对水稻地上部物质分配及产量构成的影响 [J]. 江苏农业学报, 2013, 29(6): 1199–1204. XUAN Shouli, SHI Chunlin, ZHANG Jianhua, et al. Effects of submergence stress on aboveground matter distribution and yield components of rice at tillering stage [J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2013, 29(6): 1199–1204. (in Chinese)
- [26] 钱慕尧, 顾春林, 胡杰明. 淹水试验和洪涝灾害对水稻生长的影响 [J]. 江苏水利, 1994(2): 30–35.
- [27] 蒙继华, 王亚楠, 林圳鑫, 等. 作物生长模型研究现状与展望 [J]. 农业机械学报, 2024, 55(2): 1–15, 27. MENG Jihua, WANG Ya'nan, LIN Zhenxin, et al. Progress and perspective of crop growth models [J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2024, 55(2): 1–15, 27. (in Chinese)
- [28] 宁金花, 霍治国, 陆魁东, 等. 不同生育期淹涝胁迫对杂交稻形态特征和产量的影响 [J]. 中国农业气象, 2013, 34(6): 678–684. NING Jinhua, HUO Zhiguo, LU Kuidong, et al. Effects of water logging on morphological characteristics and yield of hybrid rice during growth stages [J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2013, 34(6): 678–684. (in Chinese)
- [29] 王矿, 王友贞, 汤广民. 分蘖期水稻对淹水胁迫的响应规律研究 [J]. 灌溉排水学报, 2014, 33(6): 58–60, 91. WANG Kuang, WANG Youzhen, TANG Guangmin. Response of rice to waterlogging stress in tillering stage [J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2014, 33(6): 58–60, 91. (in Chinese)
- [30] 王矿, 王友贞, 汤广民. 水稻在拔节孕穗期对淹水胁迫的响应规律 [J]. 中国农村水利水电, 2016(9): 81–87. WANG Kuang, WANG Youzhen, TANG Guangmin. Experimental study of response rice jointing-booting stage to inundation condition [J]. China Rural Water and Hydropower, 2016(9): 81–87. (in Chinese)
- [31] 孙系巍, 宁金花, 张艳桂, 等. 乳熟期淹涝胁迫对水稻形态特性及产量的影响 [J]. 湖南农业科学, 2015(6): 27–30. SUN Xiwei, NING Jinhua, ZHANG Yangui, et al. Impact of submergence stress at milky stage on morphological characteristics and yield of rice [J]. Hunan Agricultural Sciences, 2015(6): 27–30. (in Chinese)
- [32] 张艳贵, 宁金花, 谢娜, 等. 分蘖期淹涝胁迫对水稻形态及产量的影响 [J]. 湖南农业科学, 2014(7): 14–17. ZHANG Yangui, NING Jinhua, XIE Na, et al. Influences of waterlogging stress at tillering stage on shape and yield of rice [J]. Hunan Agricultural Sciences, 2014(7): 14–17. (in Chinese)
- [33] ELLA E S, KAWANO N, YAMAUCHI Y, et al. Blocking ethylene perception enhances flooding tolerance in rice seedlings [J]. Funct. Plant Biol., 2003, 30(7): 813–819.
- [34] TAKESHI F, ELAINE Y, JULIA B S. The submergence tolerance gene SUB1 a delays leaf senescence under prolonged darkness through hormonal regulation in rice [J]. Plant Physiol., 2012, 160(4): 1795–1807.
- [35] YOSHIDA S. Physiological aspect of grain yield [J]. Aun. Rev. Plant Physiology, 1972(23): 437–464.