

DOI: 10.11766/trxb202205230267

熊志豪, 杨丞, 张赓, 李旭春, 李小坤. 不同生育期干旱胁迫条件下施钾对水稻生理性状和产量的影响[J]. 土壤学报, 2024, 61 (1): 140–150.

XIONG Zhihao, YANG Cheng, ZHANG Geng, LI Xuchun, LI Xiaokun. Effects of Potassium Addition on Physiological Characteristics and Grain Yield Under Drought Stress Condition in Different Growth Stages of Rice[J]. Acta Pedologica Sinica, 2024, 61 (1): 140–150.

不同生育期干旱胁迫条件下施钾对水稻生理性状和产量的影响^{*}

熊志豪¹, 杨丞¹, 张赓², 李旭春³, 李小坤^{1, 4†}

(1. 华中农业大学资源与环境学院/农业农村部长江中下游耕地保育重点实验室, 武汉 430070; 2. 全国农业技术推广服务中心, 北京 100125; 3. 湖北省荆门市农业技术推广中心, 湖北荆门 448000; 4. 华中农业大学双水双绿研究院, 武汉 430070)

摘要: 明确不同生育时期干旱胁迫对水稻影响与钾素调控干旱胁迫机制, 可为水稻的钾素管理和节水抗旱提供理论依据。采用不同时期水分和钾素管理两因素盆栽试验, 设置施钾 (+K)、不施钾 (-K) 两个钾肥处理; 有效分蘖期干旱胁迫 (TD)、孕穗期干旱胁迫 (BD)、灌浆期干旱胁迫 (MD) 和正常灌溉 (WW) 四个水分处理, 分析在不同生育期干旱胁迫钾肥对水稻产量和生理性状的影响。结果表明: 干旱胁迫显著降低了稻谷产量, TD、BD、MD 处理相较于 WW 处理, 在 -K 条件下稻谷分别减产 53.9%、45.2%、7.6%; 而在 +K 条件下稻谷分别减产 28.3%、16.5% 和 5.9%, 不同生育期的干旱胁迫对产量的影响程度为: TD>BD>MD, 且缺钾加剧了水分亏缺的负面影响。同时, 干旱胁迫也造成冠层蒸腾速率、叶水势和叶片净光合速率下降, 减少干物质积累, TD、BD 处理相较于 WW 处理, 叶片生物量分别平均降低 42.9%、31.2%; 茎鞘生物量分别降低 43.8% 和 38.0%。不同生育期水分亏缺对生物量的影响为: TD>BD。而缺钾不仅造成净光合速率下降, 也使叶面积和叶绿素含量降低, 植株截获光辐射能力显著下降, 干物质积累量减少, 相较于 +K 处理, TD、BD 及相应同时期 WW 处理的叶片生物量在缺钾条件下分别降低 52.6%、32.7%、42.1%、31.2%, 茎鞘生物量分别降低 55.3%、63.6%、52.2%、28.0%, 干旱胁迫加剧缺钾的消极影响。综上, 干旱胁迫会降低净光合速率与叶水势, 造成水稻减产, 其中有效分蘖期和孕穗期的减产效应较灌浆期明显; 缺钾不仅降低叶片净光合速率, 也减少叶面积与叶绿素含量, 水稻同化积累物质能力下降, 抗旱性显著降低。

关键词: 水稻; 干旱胁迫; 生育期; 钾肥管理; 生理性状

中图分类号: S511 **文献标志码:** A

* 国家重点研发计划项目 (2021YFD1901205)、湖北省水稻“三优”科技创新行动项目 (2018-2020) 和全国农业技术推广服务中心农业农村资源等监测统计-墒情监测项目 (2020) 资助 Supported by the National Key Research and Development Program of China (No. 2021YFD1901205), the “Three Excellent” Science and Technology Innovation Action Project of Rice in Hubei Province, China (2018-2020), and the National Agricultural Technology Extension Service Center Agricultural-Rural Resources Monitoring Statistics - Moisture Monitoring Project (2020)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lixiaokun@mail.hzau.edu.cn

作者简介: 熊志豪 (1999—), 男, 湖南常德人, 硕士研究生, 主要从事土壤钾素肥力研究。E-mail: xiongzhihao@webmai.hzau.edu.cn

收稿日期: 2022-05-23; 收到修改稿日期: 2022-10-05; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2022-12-06

Effects of Potassium Addition on Physiological Characteristics and Grain Yield under Drought Stress Condition in Different Growth Stages of Rice

XIONG Zhihao¹, YANG Cheng¹, ZHANG Geng², LI Xuchun³, LI Xiaokun^{1, 4†}

(1. College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University/Key Laboratory of Cultivated Land Conservation in the Middle and Lower Reaches of the Yangtze River, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Wuhan 430070, China; 2. National Agricultural Technology Extension and Service Center, Beijing 100125, China; 3. Agricultural Technology and Extension Center of Jingmen, Jingmen, Hubei 448000, China; 4. Shuangshui Shuanglü Institute, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract : [Objective] As one of the most important food crops in China, rice (*Oryza sativa* L.) is the staple food for more than half of the country's population. With the development trend of global warming and frequent occurrence of extreme weather such as sustained high temperature, drought on farmland is becoming a more frequent and urgent problem. Thus, this study seeks to clarify the effects of drought stress on rice at different growth stages, the regulation of potassium on drought stress and its mechanism, and to provide a theoretical basis for the management of potassium and efficient water use in rice. [Method] A two-factor pot experiment of K and water treatments at different periods was carried out in 2021. Potassium management was two levels of 0.15 (+K) and 0 (-K) g·kg⁻¹ soil (calculated as K₂O), moisture management was four levels of drought stress at the tillering stage (TD), drought stress at booting stage (BD), drought stress at milking stage (MD) and well-watered treatment (WW), to explore the effects of K fertilizer on rice yield and physiological characters under drought stress at different growth stages. [Result] Results showed that drought stress significantly decreased rice yield. Compared with the WW treatment, TD, BD and MD treatments decreased rice yields by 53.9%, 45.2%, and 7.6% under K deficient conditions, respectively, while under K sufficient conditions, rice yields reduced by 28.3%, 16.5% and 5.9%, respectively. The degree of influence of drought stress on yield in different growth stages was: TD > BD > MD, and K deficiency aggravated the negative impact of water deficit on rice yields. Similarly, drought stress also caused a decrease in canopy transpiration rate, leaf water potential, leaf net photosynthetic rate, and limited dry matter accumulation. Compared to the WW treatment corresponding to the same period, TD and BD treatments reduced leaf biomass by an average of 42.9% and 31.2%, respectively. The stem sheath biomass decreased by 43.8% and 38.0%, respectively, and the effect of water deficiency on biomass in different growth stages was: TD > BD. Potassium deficiency resulted in a reduction in net photosynthetic rate, leaf area and chlorophyll content, which restricted the ability of plants to receive light radiation and produce dry matter. Compared with the K-sufficient treatment, the leaf biomass of the TD and BD and WW treatments at the same stages decreased by 52.6%, 32.7%, 42.1%, and 31.2%, respectively. Also, under potassium deficient conditions, stem sheath biomass decreased by 55.3%, 63.6%, 52.2%, and 28.0%, respectively. Drought stress exacerbated the negative effects of potassium deficiency. [Conclusion] Our results indicated that drought stress could limit the net photosynthetic rate and leaf water potential, resulting in the reduction of rice yield, which affects the tillering stage and booting stage more than the milking stage. Potash application significantly increased leaf area, increased chlorophyll content, enhanced the ability of rice to intercept light radiation, improved rice photosynthetic efficiency, and increased rice dry matter accumulation, while reducing canopy transpiration rate, improving water use efficiency, alleviating the decline of leaf water potential, thereby enhancing the drought resistance of crops.

Key words : Rice; Drought stress; Growth stages; Potassium management; Physiological traits

水稻 (*Oryza sativa* L.) 作为我国最重要的粮食作物之一, 是全国 65% 以上人口的主食。我国水稻种植面积广, 占全球水稻生产面积的 19%; 水稻产量高, 达全球水稻生产总量的 32%, 但我国传统的水稻种植模式以淹水灌溉为主, 仅有不到 1/2 的水

分会被吸收消耗, 水分利用效率低^[1-2]。同时, 在我国长江中下游和南方水稻种植区存在季节性和区域性干旱问题, 并且随着全球变暖的发展趋势和高温热害等极端气候的频发, 农田干旱现象愈加普遍^[3], 再加上疏于田间管理等因素, 干旱胁迫已然成为危

害水稻生产安全、亟需解决的难题。

因此,研究者做了大量研究,提出诸多解决措施,如培育抗旱品种(WDR),提高水分利用效率,增强作物抗旱性^[4];开发节水灌溉技术,减少农田无效灌溉用水量^[5];合理施肥,促进水肥管理,保证作物增产稳产^[6]等。钾是植物生长必不可少的肥料三要素之一,它不仅能提高作物产量,还有增强作物抗旱性等功效^[7-8]。有研究^[9]表明,施钾能促进油菜根系生长并有效缓解干旱胁迫对其抑制影响,增强叶片抗脱落能力,保证油菜产量的同时也提高了籽粒品质;也有研究^[10]表明,干旱胁迫下施钾能够刺激甘薯根块和叶片内源植物激素的分泌,内源植物激素对地上部茎叶生长有积极作用,促进块根部位物质积累与分配,保证甘薯产量,一定程度上起到了缓解干旱胁迫的作用,提高甘薯的抗旱能力;刘思汐^[11]指出,增施钾肥通过渗透调节,有效缓解干旱胁迫对小麦叶片水势的降低,让细胞内部保持在相对稳定的状态,有利于各种生理代谢的正常进行,缓解干旱胁迫对作物生长的抑制,并且有利于复水后的恢复和补偿,以提高植物适应环境的能力。经过前人大量的研究总结,发现水稻在不同生育期干旱的响应机制存在差异:分蘖期干旱胁迫导致分蘖数减少,有效穗数降低^[12];孕穗期干旱胁迫致使颖花败育,结实率下降^[13];灌浆期干旱缩短了灌浆时间,千粒重下降^[14]。钾提高作物抗旱能力已有广泛的研究^[15],但钾在不同生育期干旱的节水效应、抗旱能力及其调控机制尚不清楚。本文通过盆栽试验,在有效分蘖期、孕穗期和灌浆期设置干旱胁迫处理,研究施钾对水稻不同生育期干旱胁迫下的生理性状和产量的影响,以期对水稻合理施用钾肥和水管理提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

盆栽试验于2021年7月在华中农业大学微肥楼盆栽场可移动式遮雨棚展开,供试水稻品种为常规稻WRR9,试验土壤采自湖北省黄冈市武穴市梅川镇从政村0~30 cm水稻土耕作层,供试土壤理化性质为:pH 5.74,有机质 16.86 g·kg⁻¹,全氮 1.18 g·kg⁻¹,有效磷 12.0 mg·kg⁻¹,速效钾 41.3 mg·kg⁻¹,质地为砂壤土。

1.2 试验设计

采用钾与不同时期水分处理两因素完全随机区组试验,设置2个钾肥水平和4个水分条件,钾肥处理分别是施钾(+K, 0.15 g·kg⁻¹(以K₂O计,下同),即每盆2.000 g氯化钾)、不施钾处理(-K, 0 g·kg⁻¹);水分处理设置有效分蘖期干旱胁迫(TD,在移栽后15 d开始控水)、孕穗期干旱胁迫(BD,在移栽后45 d开始控水)、灌浆期干旱胁迫(MD,在移栽后65 d开始控水)和正常水分处理(WW,控制土壤含水量在田间最大持水量的90%以上)。通过称重法控制各处理土壤含水量:水稻生长至设定的干旱时期便停止灌溉,自然落干并每日18时用电子秤称量盆栽水稻的质量,当盆栽质量下降至田间最大持水量为50%±5%的临界质量时记为干旱胁迫的开始:干旱胁迫时盆栽质量=盆质量+风干土质量×土壤含水量+风干土质量×田间最大持水量×干旱水平的田间持水量占田间最大持水量的比例^[16]。每个生育期干旱胁迫的时间为5 d,除水分亏缺时期外,各处理其余时间以及WW处理均保持最大田间持水量的90%以上,水层不超过50 mm,试验各处理的补充浇水均于早晨7:00同步进行,灌溉水为纯水。共8个处理,干旱胁迫处理3个重复,正常水分处理9个重复,共计36盆,完全随机区组排列。

试验塑料盆高30 cm,直径30 cm,每盆装土8 kg。各处理氮磷肥用量相同,肥源和施用量分别为硫酸铵7.547 g,过磷酸钙5.714 g,氮肥分70%基肥、30%拔节肥;磷钾肥全作基肥,移栽前每桶单独拌肥。水稻浸种催芽后播种,土培育苗,待幼苗两叶一心时移栽,每桶3穴,每穴1株。返青期间每盆均留3~5 cm水层,返青结束(移栽后15 d)开始进行分组控水,直至成熟收获。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 产量 待水稻进入成熟期后,齐地收割水稻。将各个盆栽的稻穗进行脱粒,在自然条件下风干,风选并清除杂质和空瘪粒,称量各处理实粒的风干总质量,换算为g·pot⁻¹

1.3.2 生物量 以穴为单位,收集不同时期处理的植株,分为叶片和茎鞘两个部分,分别装入纸袋中,在105℃下杀青30 min、60℃烘干72 h后称重,得到叶片和茎鞘部位干物质量。

1.3.3 叶面积 以穴为单位,采集不同时期处理

的植株，测量每株水稻所有绿叶的长度和最大宽度，所有绿叶长度与宽度的乘积之和乘以校正系数 0.75 得到植株叶面积 (LA)。

1.3.4 叶绿素含量的测定 用无水乙醇浸提法^[17]，干旱时间结束后测定各时期干旱和对照处理的叶绿素含量。

1.3.5 光合参数的测定 选择处于干旱时期的上午 9:00—10:00，使用 Li-6800 便携式光合仪器 (Li-Cor, Lincoln, NE, 美国) 对光合参数净光合速率 (P_n)、瞬时水分利用效率 (WUE_i) 进行测定。

1.3.6 冠层蒸腾速率 将处理盆栽用锡纸封住盆口，在水稻茎基部用夹子夹紧锡纸以封口，然后在 8 时、11 时、14 时、17 时用大量程精度天平记录盆栽质量 G。根据公式计算冠层蒸量^[18]：

$$CT = (G_n - G_{n-1}) / LA / T \quad (1)$$

式中，CT 为冠层蒸量速率， $g \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ； G_n 为某一时刻盆栽质量，g； G_{n-1} 为记录 G_n 前一刻的盆栽质量，g；LA 为该生育期植株叶面积， m^2 ；T 为记录相邻两次盆栽质量的时间，s。

1.3.7 叶片相对含水量 采集干旱时长为 1、3、5 d 及对照处理的完全展开叶，用封口塑料袋装好置于冰盒中带回实验室称量，记录叶片鲜物质量；随后将其完全浸泡于纯水中 12 h。用滤纸吸干叶片表面的水分后称量，记录叶片饱和水质量，最后将叶片放入 60℃ 的烘箱中烘至恒重，得叶片干物质量。根据公式计算叶片相对含水量：

$$RWC = (W_1 - W_3) / (W_2 - W_3) \times 100\% \quad (2)$$

式中，RWC 为叶片相对含水量，%； W_1 为叶片鲜物质量，g； W_2 为叶片饱和水质量，g； W_3 为叶片干物质量，g。

1.3.8 叶片水势的测定 取干旱处理以及对照处理的完全展开叶，用封口塑料袋装好置于冰盒带回室内，暗处理 30 min 后用 WP4C 露点水势仪 (DECAGON Inc., 美国) 予以测定。

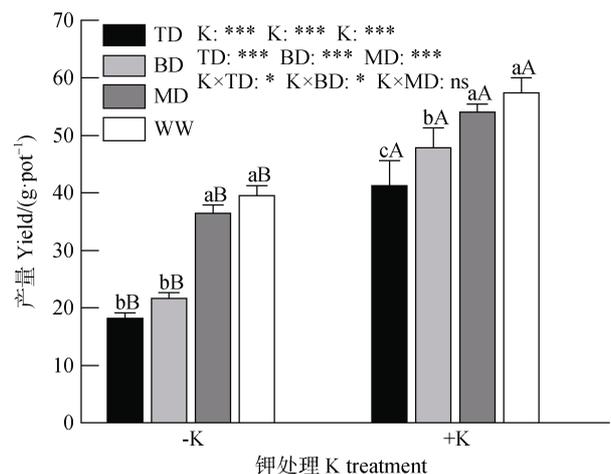
1.4 数据处理

所有数据采用 Microsoft Excel 2016 记录整理；使用 IBM SPSS 22.0 统计软件进行方差分析；运用邓肯 (Duncan) 多重检验进行均值比较，显著性水平为 5%；采用 Origin 2021 软件绘图。

2 结果

2.1 不同生育期干旱胁迫和钾肥处理下的水稻产量

不同生育期干旱胁迫和钾素管理措施对水稻产量的影响如图 1 所示：可以看出，干旱胁迫能降低稻谷产量，与正常水分处理 (WW) 相比，在缺钾 (-K) 条件下，有效分蘖期干旱 (TD)、孕穗期干旱 (BD) 和灌浆期干旱 (MD) 稻谷产量分别减少 20.7、17.9、3.3 $g \cdot pot^{-1}$ ，减幅为 53.9%、45.2%、7.6%，在施钾 (+K) 条件下，稻谷分别减产 28.3%、16.5% 和 5.9%，无论施钾与否，干旱胁迫均造成不同程度减产，其中缺钾条件下的平均减幅为 35.6%，施钾



注：-K：缺钾处理；+K：施钾 ($0.15 g \cdot kg^{-1}$) 处理；WW：正常水分灌溉；TD：有效分蘖期干旱胁迫；BD：孕穗期干旱胁迫；MD：灌浆期干旱胁迫；ns：表示差异不显著；不同小写字母代表相同钾肥管理下不同水分措施在 0.05 水平上差异显著，不同大写字母代表相同水分措施下不同钾素管理在 0.05 水平上差异显著；*、**和***分别代表 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 和 $P < 0.001$ 显著水平，下同。Note：-K：without potassium supplement；+K：with potassium supplement ($0.15 g \cdot kg^{-1}$ soil)；WW：well-watered at the whole growth stages；TD：drought stress at the tillering stage；BD：drought stress at the booting stage；MD：drought stress at the milking stage；ns：indicates no significant difference. Different lowercase letters in the figure indicate significant differences in different water management under the same potassium fertilizer management ($P < 0.05$), and different capital letters indicate significant differences in different potassium managements under the same water management ($P < 0.05$)；*，** and *** represent $P < 0.05$ ， $P < 0.01$ and $P < 0.001$ significant level, respectively. The same as below.

图 1 不同生育期干旱胁迫和施钾对水稻产量的影响
Fig. 1 Effects of drought stress at different growth stage and applying potassium fertilizer on the grain yield of rice

条件下的平均减幅为 14.1%，且不同生育期的干旱胁迫对产量的影响程度为：TD>BD>MD。缺钾显著降低了稻谷产量，与+K 处理相比，WW、TD、BD、MD 处理在缺钾条件下稻谷分别减产 17.9、23.0、26.3、17.5 g·pot⁻¹，减幅分别为 31.2%、55.8%、54.9%、32.4%。表明施钾有效缓解干旱胁迫引发的减产效应，钾肥措施与有效分蘖期和孕穗期水分处理对水稻产量形成存在显著交互作用。

2.2 不同生育期干旱胁迫和钾肥处理下的水稻农艺性状

2.2.1 生物量

不同生育期干旱胁迫和钾素管理措施对茎叶生物量的影响如表 1 所示：干旱胁迫降低

了各生育期水稻生物量，与 WW 处理相比，TD、BD 处理叶片生物量分别平均降低了 42.9%、31.2%，茎鞘生物量分别降低了 43.8%和 38.0%，其中 TD 对生物量的影响强于 BD，干旱胁迫对叶片的负面影响强于茎鞘。缺钾能显著降低水稻生物量，与+K 处理相比，TD、BD 及与之相对应生育期 WW 处理的叶片生物量在缺钾条件下分别降低 52.6%、32.7%、42.1%、31.2%，茎鞘生物量分别降低 55.3%、63.6%、52.2%、28.0%。施钾能缓解干旱胁迫对水稻生物量的影响，对有效分蘖期的叶片和孕穗期的茎鞘效果更显著。除 TD 缺钾处理的叶片生物量外，钾肥措施与有效分蘖期、孕穗期水分管理对茎叶生物量存在显著交互作用。

表 1 不同生育期干旱胁迫和施钾对水稻农艺性状的影响

Table 1 Effects of drought stress at different growth stages and applying potassium fertilizer on the agronomic traits of rice

钾处理 Potassium treatment	水分处理 Water treatment	生物量 Biomass/ (g·pot ⁻¹)		叶面积 Leaf area/ (cm ² ·pot ⁻¹)	叶绿素含量 Chlorophyll/ (mg·g ⁻¹)		
		叶 Leaf	茎 Stem		叶绿素 a	叶绿素 b	叶绿素 a+b
					Chlorophyll a	Chlorophyll b	Chlorophyll a+b
+K	WW	12.1a	31.8a	2 491a	3.18b	1.51b	4.85b
	TD	7.6b	17.0b	2 178a	3.28a	1.77a	5.28a
-K	WW	7.0b	15.2b	1 219b	3.28a	1.77a	5.27a
	TD	3.6c	7.6c	687c	3.25a	1.67b	5.12a
方差分析 ANOVA							
钾 Potassium		***	***	*	*	ns	ns
水分 Water		***	***	***	**	ns	ns
钾×水分 Potassium×Water		ns	**	*	***	**	**
+K	WW	14.1a	56.7a	2 709a	2.74c	1.03b	3.57c
	BD	9.8b	46.7b	2 577a	2.97b	1.09b	4.00ab
-K	WW	9.7b	40.8c	1 585b	3.20a	1.56a	4.77a
	BD	6.6c	17.0d	1 528b	2.99b	1.49a	3.98b
方差分析 ANOVA							
钾 Potassium		***	***	***	**	***	**
水分 Water		***	***	ns	ns	ns	ns
钾×水分 Potassium×Water		*	***	ns	**	ns	*

注：同列不同小写字母代表不同水分和钾肥处理在 0.05 水平上差异显著。*、**和***分别代表 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 和 $P < 0.001$ 显著水平。ns 表示差异不显著。Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences in different water and potassium fertilizer treatments ($P < 0.05$). *, **, and *** mean significant difference at $P < 0.05$, $P < 0.01$ and $P < 0.001$, respectively; and ns indicates no significant difference.

2.2.2 叶片特征 不同生育期干旱胁迫和钾素管理措施对叶面积和叶绿素含量的影响如表 1 所示：各生育期干旱胁迫均会降低水稻叶面积，与 WW 处理相比，TD、BD 处理叶面积平均减少 28.1%、4.2%，其中 TD 在缺钾条件下减幅达 43.6%，干旱胁迫对孕穗期水稻叶面积无显著差异。缺钾显著降低水稻叶面积，与+K 处理相比，缺钾条件下 TD、BD 和相对应生育期 WW 处理的叶面积分别减少 68.5%、40.7%、51.1%、41.5%，缺钾对有效分蘖期叶面积的减幅显著高于孕穗期，特别是干旱处理，表明钾能有效缓解干旱胁迫对叶面积的影响，钾肥措施与有效分蘖期水分管理对水稻叶面积大小存在显著交互作用。

而干旱胁迫和施钾对叶绿素含量的影响却有不同结果。在表 1 中，相较于 WW 处理，在+K 条件下，TD、BD 处理的叶绿素含量显著增加，增幅在 3.1%~17.2%，其中 TD 处理叶绿素 b 的增幅最大，叶绿素 a+b 次之，而 BD 处理叶绿素 a+b 的增幅最大，叶绿素 a 次之；在-K 条件下 TD、BD 处理的叶绿素含量略有降低，但整体差异不显著。与-K

处理相比，施钾后 TD、BD 处理的叶绿素含量无明显差异，但与之对应两个时期的 WW 处理，其叶绿素含量显著降低，降幅分别达 2.9%~17%和 16.7%~51.6%。表明在干旱胁迫条件下，施钾能提高叶绿素含量，有效缓解干旱胁迫对叶绿素含量的负面影响，钾肥措施与有效分蘖期、孕穗期水分管理对叶绿素含量高低存在显著交互作用。

2.3 不同生育期干旱胁迫和钾素处理下的水稻冠层蒸腾特征

干旱胁迫和钾素管理措施对植株冠层蒸腾特征影响如图 2 所示：干旱胁迫和施钾均降低了植株冠层蒸腾速率，相较于 WW 处理，-K 条件下，TD、BD 处理的冠层蒸腾速率平均分别降低 30.8%和 8.6%，+K 条件下，TD、BD 处理的冠层蒸腾速率平均分别降低 54.9%和 51.3%。与+K 处理相比，缺钾条件下 TD、BD 处理冠层蒸腾速率反而有所上升，增幅分别为 19.9%~50.0%和 33.6%~51.5%，钾肥处理对 WW 无显著影响。表明干旱条件下，施钾对干旱胁迫的缓解效应在孕穗期更显著。

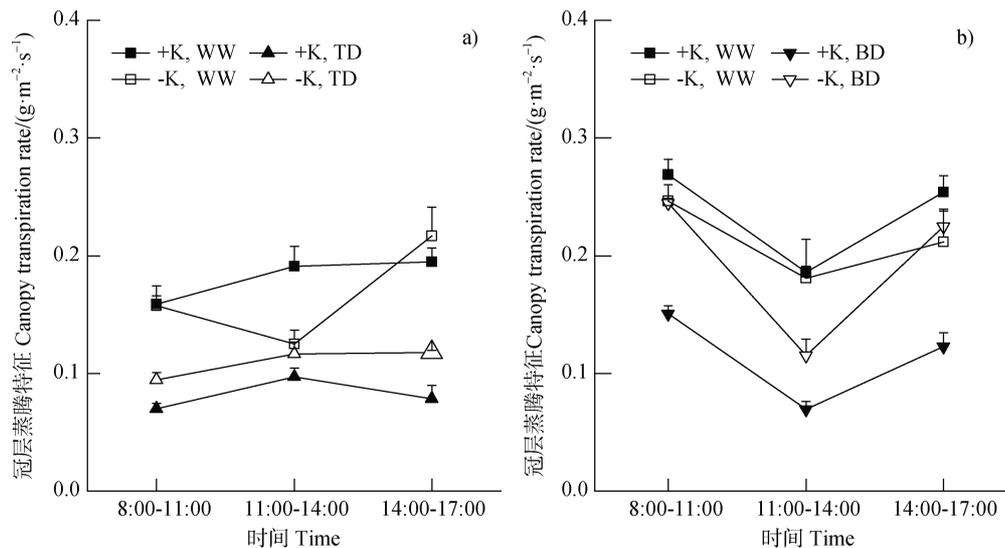


图 2 不同生育期干旱胁迫和施钾对水稻冠层蒸腾速率的影响

Fig. 2 Effects of drought stress at different growth stages and applying potassium fertilizer on the canopy transpiration rates of rice

2.4 不同生育期干旱胁迫和钾素处理下的水稻叶片水分

干旱胁迫和钾素管理措施对叶片相对含水量和叶水势的影响如图 3：可以看出，叶水势的变化趋势与叶片相对含水量相似，随着干旱时间的延长，叶片相对含水量和叶水势逐渐降低。与 WW 处理相比，在-K 条件下，TD、BD 处理在干旱第

五天叶片相对含水量分别降低 16.9%和 14.8%，+K 条件下，TD、BD 处理在干旱第五天叶片相对含水量分别降低 9.2%和 15.2%。而缺钾也能降低叶片相对含水量，与+K 处理相比，缺钾条件下 TD、BD 处理叶片相对含水量在第五天分别降低了 6.5%和 2.5%。表明施钾对有效分蘖期干旱的缓解效应更显著。

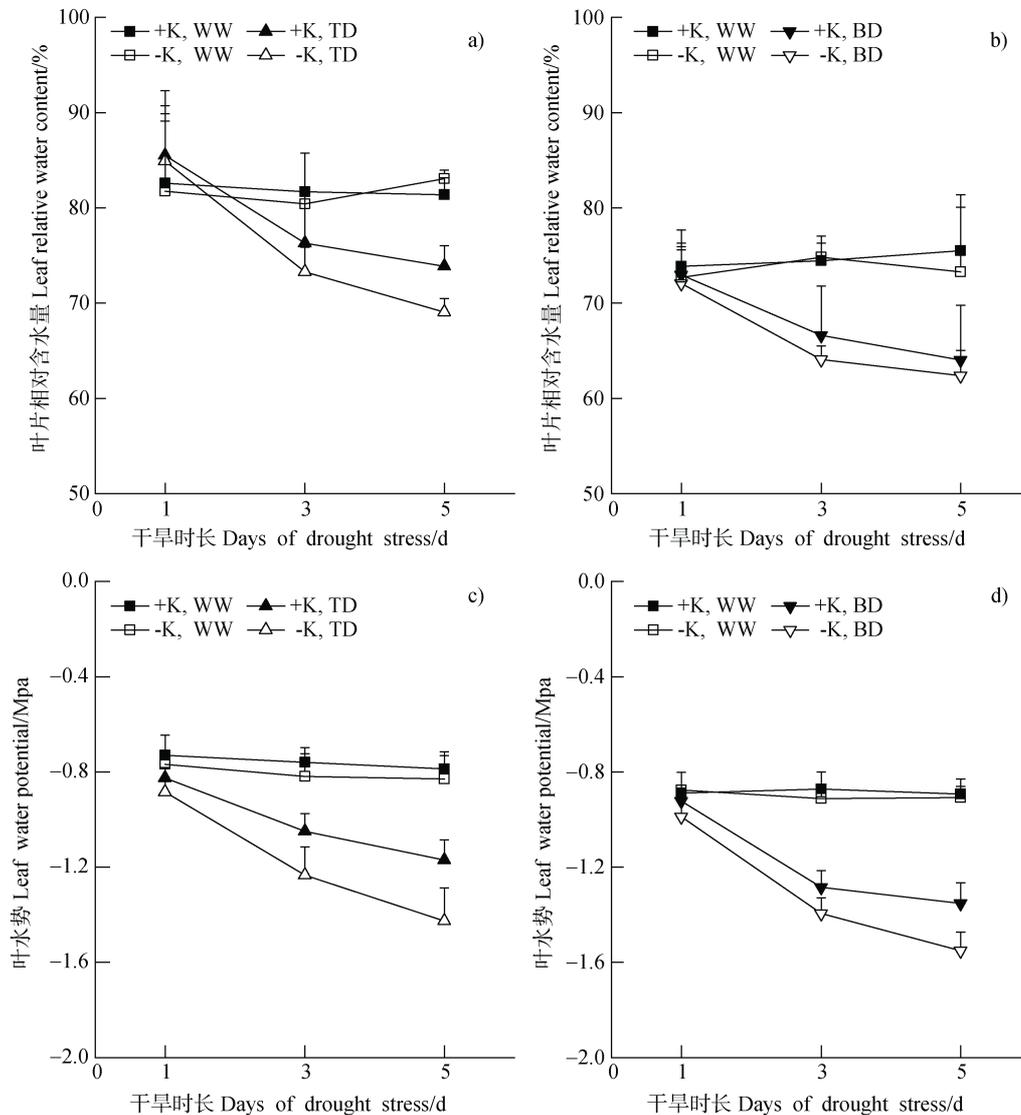


图3 不同生育期干旱胁迫和施钾对叶片相对含水量与叶水势的影响

Fig. 3 Effects of drought stress at different growth stages and applying potassium fertilizer on the relative water content and the leaf water potential of rice

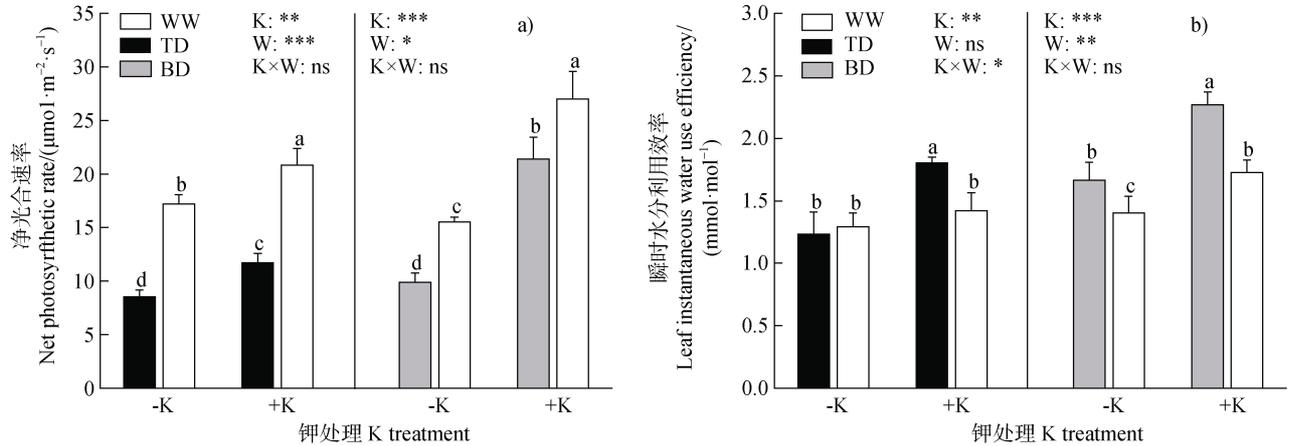
图3表明：干旱胁迫会降低叶水势，与WW处理相比，在断水后第五天，干旱处理的叶片水势降低20.4%~41.8%。在水分亏缺条件下，与-K处理相比，施钾后各干旱胁迫处理的叶水势显著增加，在干旱第三天和第五天叶水势分别增加了6.0%~17.6%、6.2%~25.6%，钾对叶水势的缓解效应由强到弱依次为TD、BD，表明施钾能有效增加叶水势，并随着水分亏缺时间的延长，钾的缓解效应更加显著。

2.5 不同生育期干旱胁迫和钾素处理下的水稻叶片光合特征

不同生育期干旱胁迫和钾素管理措施对叶片光合参数的影响如图4所示：可以看出，干旱胁迫会

显著降低净光合速率(P_n)。与WW处理相比，在-K条件下，TD、BD处理的 P_n 分别下降50.4%和36.2%；而在+K条件下，各处理分别下降43.7%和20.7%，表明施钾能在一定程度上缓解干旱胁迫对 P_n 的影响。而缺钾能显著降低 P_n ，与+K处理相比，缺钾条件下TD、BD和同生育期的WW处理，叶片净光合速率分别降低27.2%、53.7%、17.3%和42.5%，缺钾对不同生育期 P_n 的影响表现为：BD>TD。

但干旱胁迫会提高叶片瞬时水分利用效率(WUE_i)，相较于WW处理，在-K条件下TD处理的 WUE_i 降低4.3%，BD处理的 WUE_i 增加18.7%，而在+K条件下，TD、BD处理分别增加26.7%和



注: W: 水分处理; 不同小写字母代表不同水分和钾肥处理在 0.05 水平上差异显著。Note: W: water treatment; Different lowercase letters in the table indicate significant differences in different water and potassium fertilizer treatments ($P < 0.05$).

图 4 不同生育期干旱胁迫和施钾对叶片光合参数的影响

Fig. 4 Effects of drought stress at different growth stages and applying potassium fertilizer on the leaf photosynthetic indexes of rice

31.5%, 表明施钾能促进叶片瞬时水分利用效率的提升。但缺钾降低了 WUE_i , 与 +K 处理相比, 缺钾条件下 TD、BD 和同生育期的 WW 处理, 叶片瞬时水分利用效率分别降低 31.5%、26.6%、9.3%、18.8%, 同样, 缺钾对有效分蘖期的负面影响更大, 特别是干旱处理。

3 讨论

3.1 干旱胁迫和缺钾对水稻地上部生物量的影响

干旱胁迫导致作物减产甚至绝收, 是影响农业生产、威胁粮食安全的重要因素之一^[19], 缺钾会造成光合作用下降, 作物减产^[20]。本文通过测定不同生育期干物质质量、叶面积、叶绿素含量、叶片水分状况及光和参数, 探讨干旱胁迫和缺钾对稻谷产量的影响。结果表明: 干旱胁迫造成干物质质量(表 1)、冠层蒸腾速率(图 2)、叶片相对含水量和叶水势(图 3)和叶片净光合速率(图 4)显著下降; 而缺钾造成干物质质量、叶面积(表 1)、叶片净光合速率和瞬时水分利用效率显著下降(图 4), 且缺钾加剧了干旱胁迫的负面影响。干旱胁迫造成冠层蒸腾速率与叶水势下降(图 2, 图 3), 细胞环境受到迫害, 叶片净光合速率显著下降, 可能是造成叶片光合效率下降的重要原因之一^[21]。同时, 缺钾不仅造成净光合速率下降, 也使叶面积显著降低, 植株截获光辐射能力显著下降^[22]。干旱胁迫与缺钾致使各生育期水

稻干物质质量大大降低(表 1), 物质积累与分配是水稻获得高产的基础, 干物质质量降低也造成水稻减产^[23]。

水稻不同生育期需水量不同, 致使不同生育期干旱胁迫对水稻减产也存在着差异^[12-14]。本文中不同生育期干旱胁迫影响程度由高到低依次为: 有效分蘖期、孕穗期、灌浆期, 施钾能缓解水分亏缺对稻谷产量的负面影响, 在有效分蘖期和孕穗期干旱胁迫与钾肥措施对产量形成具有显著的交互作用(图 1), 因此选用这两个时期分析干旱胁迫与缺钾对生理性状和产量的交互效应。而在钱银飞等^[24]的研究中发现不同生育期干旱胁迫的敏感程度由高到次依次为: 孕穗期、有效分蘖期、灌浆期, 与本文结果(图 1)不太一致, 可能的原因是有效分蘖期干旱限制了作物根系的生长和土壤养分转化, 根系吸收养分难度增加, 特别是钾元素, 水稻不仅营养生长受阻, 抗旱性也会因钾素缺乏显著降低^[25], 导致该时期叶面积、干物质积累量、叶片相对含水量和光合效率受到更严重的负面影响(表 1, 图 3, 图 4), 复水后的恢复和补偿能力差, 水稻生长发育缓慢, 最终稻谷减产显著高于其他时期; 灌浆期干旱胁迫与正常水分处理的产量无显著差异(图 1), 得益于前期充足的干物质积累使籽粒充分灌浆, 结实率上升, 并未造成显著减产^[14]。随着复种指数的增加, 作物增产的同时也增加了从土壤中带走的钾素, 不及时补充会导致土壤钾素亏缺, 合理施肥、及时补充钾源为保证作物增产稳产、增强作物适应环境能

力提供了可靠的支撑。

3.2 干旱胁迫和缺钾对水稻生理性状的影响

干旱胁迫会降低植物体内水分含量,通常用叶水势来衡量植物体内水分状况^[26],植物吸收土壤矿物质养分并运输至各部分离不开蒸腾作用,其过程是以水分作为运转媒介^[27],因此蒸腾作用和叶水势是植物体内水分变化的因果关系。本研究中叶片相对含水量与叶水势随干旱时间的延长而逐渐降低(图3),因为干旱环境下,植物从外界能吸收利用的水分有限,蒸腾作用又不断散失水分,从而造成该现象。施钾能有效缓解这种下降变化,可能是干旱胁迫促使水稻积累了大量的渗透调节物质,如 K^+ 、可溶性糖和脯氨酸,减少水分散失,叶片能够在有限的水分里保持较高的含水量,以适应干旱环境^[28]。

光合作用是植物将吸收的光能转换为化学能,为植物生长发育提供必需能量的过程^[29],干旱胁迫使光合速率显著下降(图4),可能的解释是:水分亏缺使叶片相对含水量显著下降,而 Rubisco 酶的活性与数量也随叶片相对含水量的下降呈降低趋势,光合作用中缺少 Rubisco 酶的催化将极大地限制光合效率^[30];其次干旱胁迫虽然提高了叶片瞬时水分利用效率,但也降低了冠层蒸腾速率(图2),蒸腾作用作为土壤-植物-大气连续体(SPAC)水分运移的驱动力,它的降低同时也限制植物根系吸取运输养分,水稻生长也相应受到影响^[31]。本研究中,三个生育期在遭受干旱胁迫时,有效分蘖期冠层蒸腾速率、叶片相对含水量和净光合速率下降最为显著(图2,图3,图4),严重限制了水稻的正常生长,干物质积累量也显著降低,最终减产最明显(图1)。而在缺钾环境下,不仅加剧了水分亏缺对光合效率的负面影响(图4),具体表现为:相较于施钾处理,在干旱环境下叶水势、净光合速率、瞬时水分利用效率均有不同程度的下降;而且缺钾显著降低了叶面积与叶绿素含量,水稻截获光辐射能力大大降低,因此干物质积累量与最终的产量也大大降低^[32-33]。而钾在不同时期干旱发挥着不同的作用,钾在孕穗期干旱对水分有良好的贮存效果,如在水分散失和水分利用率方面均优于有效分蘖期^[34],而且水分亏缺降低了各生育的叶面积,与 WW 处理相比,TD 叶面积受影响程度明显大于 BD(表1),这可能是因为有效分蘖期是各器官生长最关键的时期,干旱胁迫限制了各器官的生长,特别是叶片,而施钾增

加了植株钾素吸收量,也增加了钾离子向叶片的运输,保证了新叶的发育扩张^[21]。孕穗期的叶面积更大、叶片净光合速率更快,水稻物质积累更多,最后孕穗期的产量显著高于有效分蘖期(图1)。但在不施钾的情况下,与 WW 处理相比,TD、BD 净光合速率均显著下降,但这两个生育期的 P_n 值相差不明显(图4),而且不同时期水分处理的干物质量无显著差异,这与最后产量无明显差异相符^[23]。

尽管盆栽试验与大田的实际生产存在一定差异,但本研究结果仍然适用于稻田水分和钾肥管理:水稻在生长前期和孕穗阶段需要充足的水分,该时期水分亏缺不仅会降低光合速率,阻碍物质积累,更会影响水稻正常生长发育,导致稻谷严重减产。其次钾肥管理与有效分蘖期和孕穗期水分亏缺对产量、叶面积、叶绿素含量、干物质量存在显著交互作用,施钾能有效缓解水稻前期干旱的负面影响,为钾肥养分管理和水稻抗旱性管理提供理论参考。

4 结 论

干旱胁迫显著降低了水稻产量,但不同生育期的敏感程度不同:有效分蘖期和孕穗期明显较灌浆期敏感。施钾能有效缓解干旱胁迫对水稻的负面影响,水分亏缺条件下,施钾显著增加叶面积、提高叶绿素含量,增强水稻截获光辐射能力,提高水稻光合效率进而促进干物质积累,同时降低冠层蒸腾速率,提高水分利用效率,缓解叶水势下降,从而增强作物的抗旱性。

参考文献 (References)

- [1] Li Y Y, Shao X H, Sheng Z P, et al. Water conservation and nitrogen loading reduction effects with controlled and mid-gathering irrigation in a paddy field[J]. Polish Journal of Environmental Studies, 2016, 25 (3): 1085—1091.
- [2] Jiang S, Wang J H, Zhao Y. Sustainability of water resources for agriculture considering grain production, trade and consumption in China from 2004 to 2013[J]. Journal of Cleaner Production, 2017, 149: 1210—1218.
- [3] Luo L J. Breeding for water-saving and drought-resistance rice (WDR) in China[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61 (13): 3509—3517.
- [4] Luo L J, Mei H W, Yu X Q, et al. Water-saving and drought-resistant rice and its development strategy[J]. Chinese Science Bulletin, 2011, 56 (11): 804—811.

- [罗利军, 梅捍卫, 余新桥, 等. 节水抗旱稻及其发展策略[J]. 科学通报, 2011, 56 (11): 804—811.]
- [5] Ma S H, Yang C, Wang G B, et al. Research progress of rice water-saving irrigation technology mode[J]. Water Saving Irrigation, 2021 (8): 19—24. [马世浩, 杨丞, 王贵兵, 等. 水稻节水灌溉技术模式研究进展[J]. 节水灌溉, 2021 (8): 19—24.]
- [6] Lal B, Gautam P, Nayak A K, et al. Tolerant varieties and exogenous application of nutrients can effectively manage drought stress in rice[J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2020, 66 (1): 13—32.
- [7] Liao Y L, Lu Y H, Xie J, et al. Effects of long-term application of chemical potassium fertilizer and incorporation of rice straw on potassium supplying capacity of red soil in double cropping paddy field[J]. Acta Pedologica Sinica, 2017, 54 (2): 456—467. [廖育林, 鲁艳红, 谢坚, 等. 长期施用钾肥和稻草对红壤双季稻田土壤供钾能力的影响[J]. 土壤学报, 2017, 54 (2): 456—467.]
- [8] Sustr M, Soukup A, Tylova E. Potassium in root growth and development[J]. Plants-Basel, 2019, 8 (10): 435.
- [9] Zhu B, Xu Q W, Ma S M, et al. Effect of potassium deficiency on endogenous hormones, photosynthesis and characteristics of chlorophyll fluorescence in *Brassica napus* under drought stress[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2022, 44 (3): 570—580. [朱波, 徐绮雯, 马淑敏, 等. 干旱缺钾对油菜内源激素、光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国油料作物学报, 2022, 44 (3): 570—580.]
- [10] Sun Z, Shi C Y, Chen L L, et al. Effects of potassium nutrition on carbohydrate and endogenous hormone contents of sweet potato under drought stress [J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2019, 25 (9): 1550—1559. [孙哲, 史春余, 陈路路, 等. 干旱胁迫下钾素对甘薯碳水化合物及内源激素含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2019, 25 (9): 1550—1559.]
- [11] Liu S X. Potassium application and drought priming during regreening stage alleviating post-anthesis drought stress of wheat (*Triticum aestivum*) [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2019. [刘思汐. 增施钾肥与返青期干旱锻炼对小麦花后干旱胁迫的缓解效应[D]. 南京: 南京农业大学, 2019.]
- [12] Wang Q J. Effects of water stress on rice growth and development during tillering stage[J]. China Rice, 2009 (5): 29—31. [王秋菊. 分蘖期水分胁迫对水稻生长发育的影响[J]. 中国稻米, 2009 (5): 29—31.]
- [13] Huang K, Liu Q, Xun M, et al. Difference of physiological characteristics between Indica rice and Japonica rice in response to drought stress at booting stage [J]. Journal of Southern Agriculture, 2021, 52(10): 2717—2726. [黄珂, 刘清, 寻敏, 等. 籼型和粳型水稻响应孕穗期干旱胁迫的生理特性差异[J]. 南方农业学报, 2021, 52 (10): 2717—2726.]
- [14] Yang X L, Cheng J P, Wang B F, et al. Effects of drought stress at grain filling stage on rice physiological characteristics and yield[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2021, 35 (1): 38—46. [杨晓龙, 程建平, 汪本福, 等. 灌浆期干旱胁迫对水稻生理性状和产量的影响[J]. 中国水稻科学, 2021, 35 (1): 38—46.]
- [15] Ouyang W J, Struik P C, Yin X Y, et al. Stomatal conductance, mesophyll conductance, and transpiration efficiency in relation to leaf anatomy in rice and wheat genotypes under drought[J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68 (18): 5191—5205.
- [16] Liu J, Hu T T, Feng P Y, et al. Effect of potassium fertilization during fruit development on tomato quality, potassium uptake, water and potassium use efficiency under deficit irrigation regime[J]. Agricultural Water Management, 2021, 250: 106831.
- [17] Wintermans J F, de Mots A. Spectrophotometric characteristic of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1965, 109 (2): 448—453.
- [18] Creek D, Blackman C J, Brodribb T J, et al. Coordination between leaf, stem, and root hydraulics and gas exchange in three arid-zone angiosperms during severe drought and recovery[J]. Plant Cell and Environment, 2018, 41 (12): 2869—2881.
- [19] Jiang Y, Meng J J, Zhang L L, et al. Non-target effects of Bt transgenes on grain yield and related traits of an elite restorer rice line in response to nitrogen and potassium applications[J]. Field Crops Research, 2014, 169: 39—48.
- [20] Tian X F, Li C L, Zhang M, et al. Effects of controlled release potassium fertilizer on crop yields and soil potassium supply under cotton-garlic intercropping system[J]. Acta Pedologica Sinica, 2017, 54 (4): 967—977. [田晓飞, 李成亮, 张民, 等. 控释钾肥对大蒜-棉花套作体系产量和土壤钾素供应的影响[J]. 土壤学报, 2017, 54 (4): 967—977.]
- [21] Yang C, Zhang J L, Zhang G, et al. Potassium deficiency limits water deficit tolerance of rice by reducing leaf water potential and stomatal area[J]. Agricultural Water Management, 2022, 271: 107744.
- [22] Bhattacharyya P, Roy K S, Neogi S, et al. Effects of rice straw and nitrogen fertilization on greenhouse gas emissions and carbon storage in tropical flooded soil planted with rice[J]. Soil Tillage Research, 2012, 124: 119—130.
- [23] Chen Z Q, Liu M Z, Wang R, et al. Effects of nano-magnesium on rice yield formation and nitrogen utilization [J]. Chinese Journal of Rice Science, 2022, 36 (2): 195—206. [陈志青, 刘梦竹, 王锐, 等. 纳米

- 镁对水稻产量形成和氮素吸收利用的影响[J]. 中国水稻科学, 2022, 36 (2): 195—206.]
- [24] Qian Y F, Qiu C F, Shao C H, et al. Effects of soil water deficit at growing stages on yield formation of double-cropping super indica rice[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2017, 35 (3): 13—19. [钱银飞, 邱才飞, 邵彩虹, 等. 不同生育期土壤水分亏缺对双季超级稻产量及其构成的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2017, 35 (3): 13—19.]
- [25] Zhu Y L, Wang Y Q, Wu J S. Effect of soil water dynamic process on the distribution of potassium between solid and liquid phase[J]. Acta Pedologica Sinica, 2004, 41 (3): 466—470. [朱咏莉, 王益权, 吴金水. 土壤水分对钾离子固液相分配特征的影响[J]. 土壤学报, 2004, 41 (3): 466—470.]
- [26] Chen Y, Zhang Q T, Yuan L B, et al. The effects of irrigation methods on proline-and osmotic stress-related genes of grape (*Vitis vinifera* L.cv. Moldova) in arid regions[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2021, 40 (11): 9—16. [陈郁, 张清涛, 袁利兵, 等. 不同灌溉方式对旱区葡萄脯氨酸及渗透胁迫相关基因的影响[J]. 灌溉排水学报, 2021, 40 (11): 9—16.]
- [27] Grünhofer P, Herzig L, Sent S, et al. Increased cuticular wax deposition does not change residual foliar transpiration[J]. Plant, Cell and Environment, 2022, 45 (4): 1157—1171.
- [28] Marschner P. Marschner's mineral nutrition of higher plants[M]. Pittsburg, the US: Academic Press, 2012.
- [29] Chen Y Y, Zhou B, Li J L, et al. Formation and change of chloroplast-located plant metabolites in response to light conditions[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19 (3): 654.
- [30] Galmés J, Aranjuelo I, Medrano H, et al. Variation in Rubisco content and activity under variable climatic factors[J]. Photosynthesis Research, 2013, 117 (1/2/3): 73—90.
- [31] Wang J L, Wen X F, Zhao F H, et al. Effects of doubled CO₂ concentration on leaf photosynthesis, transpiration and water use efficiency of eight crop species[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2012, 36 (5): 438—446. [王建林, 温学发, 赵风华, 等. CO₂浓度倍增对8种作物叶片光合作用、蒸腾作用和水分利用效率的影响[J]. 植物生态学报, 2012, 36 (5): 438—446.]
- [32] Wei Y X, Li T, Huang J, et al. Effects of potassium fertilization on fresh root yield and potassium absorption of cassava[J]. Soils, 2018, 50 (5): 902—909. [魏云霞, 李天, 黄洁, 等. 施钾对木薯产量及钾养分吸收的影响[J]. 土壤, 2018, 50 (5): 902—909.]
- [33] Wang J D, Wang H Y, Xu X J, et al. Different responses to potassium stress between sweet potato genotypes with high and low potassium use efficiencies[J]. Soils, 2016, 48 (1): 42—47. [汪吉东, 王火焰, 许仙菊, 等. 低钾胁迫下不同钾效率甘薯的钾吸收利用规律研究[J]. 土壤, 2016, 48 (1): 42—47.]
- [34] Ji K X, Wang Y Y, Sun W N, et al. Drought-responsive mechanisms in rice genotypes with contrasting drought tolerance during reproductive stage[J]. Journal of Plant Physiology, 2012, 169 (4): 336—344.

(责任编辑: 陈荣府)