

施磷增氧条件对水稻光合特性及镉吸收分配的影响

张文萍, 管啸, 钟诚, 易宇, 肖卫华, 易达理, 杨良玖, 吴根义

引用本文:

张文萍, 管啸, 钟诚, 易宇, 肖卫华, 易达理, 杨良玖, 吴根义. 施磷增氧条件对水稻光合特性及镉吸收分配的影响[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(9): 1875–1886.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-1346>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

氮肥对双季稻根表铁膜形成及双季稻镉积累的影响

张玉盛, 周亮, 肖欢, 匡瑜, 敖和军, 田伟, 肖峰, 向焱赞, 张小毅

农业环境科学学报. 2021, 40(2): 260–268 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0873>

粒肥施用时间对双季稻乳熟期亚细胞镉分布的影响

张玉盛, 张小毅, 肖欢, 敖和军, 向焱赞, 田伟, 肖峰

农业环境科学学报. 2021, 40(7): 1402–1410 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-1443>

大气CO₂浓度升高对不同类型水稻品种磷素吸收利用的影响

周娟, 舒小伟, 许高平, 赖上坤, 杨连新, 王余龙, 董桂春

农业环境科学学报. 2020, 39(12): 2726–2734 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0679>

水稻营养器官镉积累特性对稻米镉含量的影响

张昕, 张长波, 黄永春, 王常荣, 薛卫杰, 刘仲齐

农业环境科学学报. 2022, 41(4): 707–715 <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-0945>

施用生物炭和硅肥对增温水稻叶片光合及荧光特性的影响

邢钰媛, 娄运生, 王坤, 刘健

农业环境科学学报. 2021, 40(2): 451–463 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0879>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

张文萍, 管啸, 钟诚, 等. 施磷增氧条件对水稻光合特性及镉吸收分配的影响[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(9): 1875–1886.
ZHANG W P, GUAN X, ZHONG C, et al. Effects of phosphorus and oxygation on photosynthetic characteristics, cadmium absorption, and distribution in rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2022, 41(9): 1875–1886.



开放科学 OSID

施磷增氧条件对水稻光合特性及镉吸收分配的影响

张文萍¹, 管啸¹, 钟诚¹, 易宇², 肖卫华¹, 易达理¹, 杨良玖¹, 吴根义^{3*}

(1. 湖南农业大学水利与土木工程学院, 长沙 410128; 2. 湖南省水利工程项目局, 长沙 410007; 3. 湖南农业大学资源环境学院, 长沙 410128)

摘要:为探明水稻镉吸收及叶片光合特性对增氧条件下施磷量的响应特征,明确施磷量和根际增氧的作用效果,以杂交水稻C两优608为材料,考虑施磷水平和灌溉方式两个主要因素,设置4个施磷(P_2O_5)水平,即 P_1 (不施磷)、 P_2 ($0.18\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)、 P_3 ($0.36\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)、 P_4 ($0.54\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$),2种灌溉方式,即NI(不增氧灌溉)、OI(增氧灌溉),采用盆栽试验研究施磷与增氧对水稻各生育期叶片光合特性及成熟期镉吸收及迁移转运的影响规律,确定了水稻叶片光合特性与水稻镉吸收的对应关系,揭示了施磷与增氧降低水稻成熟期籽粒镉含量的机理。结果表明:与不施磷相比,无论增氧与否,施磷均可促进水稻成熟期根部、秸秆部镉的吸收与转运;增氧处理下水稻镉由秸秆部向籽粒的转运系数、籽粒镉累积分配比例均低于不增氧处理,秸秆部镉累积分配比例均高于不增氧处理;不外施磷肥情况下,增氧处理水稻成熟期籽粒镉含量最低($0.13\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$),水稻各部位镉多集中于根部(33.95%)和秸秆部(46.18%),只有19.87%集中于籽粒。抽穗期、灌浆期是影响水稻成熟期镉吸收的关键时期,增氧在提高灌浆期净光合能力的同时,还促进了镉由水稻根部向秸秆部转移,降低了镉从秸秆部向籽粒的转移,使水稻镉进行重新分配。研究表明,增氧可通过调整水稻内在敏感性,降低水稻成熟期籽粒镉含量及镉从秸秆部向籽粒的转移能力。

关键词:叶片光合特性;镉吸收;施磷;增氧灌溉;氧磷互作;水稻

中图分类号:X53;X173;S511 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2022)09-1875-12 doi:10.11654/jaes.2021-1346

Effects of phosphorus and oxygation on photosynthetic characteristics, cadmium absorption, and distribution in rice

ZHANG Wenping¹, GUAN Xiao¹, ZHONG Cheng¹, YI Yu², XIAO Weihua¹, YI Dali¹, YANG Liangjiu¹, WU Genyi^{3*}

(1. College of Hydraulic & Civil Engineering, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 2. Water Conservancy Engineering Administration of Hunan Province, Changsha 410007, China; 3. College of Resources and Environment, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China)

Abstract: This study aimed to investigate the the response characteristics of cadmium (Cd) absorption and leaf photosynthetic characteristics under the interaction of oxygation and phosphorus application and to clarify the effect of oxygation and phosphorus application. In this study, a pot experiment was conducted using a hybrid rice C liangyou 608 as test material. Four P (P_2O_5) application levels, namely P_1 (no P), P_2 ($0.18\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$), P_3 ($0.36\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$), and P_4 ($0.54\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) and two irrigation methods consisting of non-oxygation irrigation (NI) method and oxygation irrigation (OI) method were designed. The dynamic change characteristics of leaf photosynthetic characteristics at different growth stage of rice and Cd migration and translocation regularity at maturity growth stage of rice were systematically studied. The relationship between Cd absorption and leaf photosynthetic characteristics was determined to reveal the mechanism of Cd content reduction in rice grains (Grain-Cd) under oxygation and P at maturity growth stage. The results showed that,

收稿日期:2021-11-20 录用日期:2022-02-28

作者简介:张文萍(1977—),女,山西文水人,副教授,主要研究方向为节水灌溉技术与土壤镉污染。E-mail:48175413@qq.com

*通信作者:吴根义 E-mail:wugenyi99@163.com

基金项目:湖南省水利科技一般项目(XSKJ2021000-16, XSKJ2021000-22);国家自然科学基金青年科学基金项目(51909088)

Project supported: General Project of Water Resources Department in Hunan Province (XSKJ2021000-16, XSKJ2021000-22); The Young Scientists Fund of the National Natural Science Foundation of China(51909088)

compared with P_1 treatment, P application promoted the absorption and translocation of Cd in rice roots and straw at maturity stage with NI or OI. In addition, translocation factors from straw to grain and Cd distribution percentage in rice grains under OI was lower than that under NI, and Cd distribution percentage in rice straw under OI was higher than that under NI. Grain-Cd of OI P_1 was the lowest ($0.13 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$). Most of the Cd was concentrated in the roots (33.95%) and straw (46.18%), and only 19.87% of Cd was distributed in grains. Heading and filling stages were the key stages that affect Cd absorption at maturity stage. Oxygation method promoted the increase of photosynthetic capacity at the filling stage, promoted the transfer of Cd from root to straw, and reduced the transfer of Cd from straw to grain, redistributing Cd in rice. Our study implies that oxygation can adjust rice inner sensitivity to promote Cd redistribution in rice organs, and it provides a reference for promoting theoretical innovation and technical integration of regulating Cd absorption and translocation in rice in the hilly areas of south China.

Keywords: leaf photosynthetic characteristics; cadmium absorption; phosphorus application; oxygation; the interaction of oxygation and phosphorus application; rice

镉(Cd)是威胁我国粮食安全的重要污染物。水稻是我国重要粮食作物之一,其根系可对土壤镉进行活化与吸收,木质部和节间韧皮部可将镉输送到籽粒^[1-5],从而使镉通过食物链进入人体危害人类健康^[6]。大部分微量元素(氮、磷等)通过参与根系酶类合成及活性表达、电子传递受体等方式调节光合作用,影响水稻各部位镉的吸收与累积^[7]。氧、磷的微小变化将带来水稻叶片光合特性等生理特性的大幅改变,进而影响水稻体内镉的吸收转运等特征,因此通过氧、磷调控措施影响水稻生理生长特性,降低水稻成熟期各部位,尤其是籽粒镉的吸收与累积已成为我国亟需解决的粮食安全生产问题。国内外学者就施磷、灌溉方式等单因素对水稻镉吸收转运及累积的影响开展的大量研究表明,磷对水稻体内镉的吸收转运和累积存在促进或抑制作用^[8],镉胁迫下水培营养液磷浓度的提高会促进水稻根系对镉的吸收与转运,增加镉在水稻地上部的累积^[9],施用钙镁磷肥、磷饥饿均能显著降低水稻各部位镉含量^[10-11]。干湿交替灌溉方式下更多根表铁膜形成,同时镉由土壤液相向土壤固相转移,这些均有助于抑制水稻根系对土壤镉的吸收^[12]。持续淹水灌溉方式下,通过蛋白基因 *OsNramp1* 和 *OsLCD* 的敲除,显著降低了水稻对镉的吸收与积累^[13],关键生育期持续淹水使水稻土壤有效态镉含量和水稻籽粒镉含量显著下降,其中根部和籽粒镉含量表现为干旱>干湿交替>持续淹水^[14]。氧分管理通过调节水稻各生育期蛋白基因表达与根细胞壁中果胶合成方式^[15],增加根对镉的保留能力,减少地上部镉积累,外加铁条件下充氧处理根部镉的累积量低于缺氧处理,而地上部镉的累积量无显著差异^[16]。受土壤养分、氧含量影响,水稻叶片光合特性指标与水稻镉吸收关系密切。合理施磷能促进作物根系生长^[17],磷参与水稻光合磷酸化产生的大量三磷酸腺苷

(ATP)能增强水稻碳水化合物的合成运转,进而提高水稻籽粒干生物量^[18-19]。缺磷或过度施磷将导致水稻生育后期根系活性降低、光合速率下降、剑叶衰老,加快光合生理指标衰退,加速根系衰老,严重抑制水稻生长^[20-22]。根际增氧可提高水稻净光合能力,增加光合产物积累,影响水稻根系形态和结构^[23],导致水稻籽粒镉含量增加,使各部位干质量比发生变化^[7]。水稻镉吸收及叶片光合特性对施磷、根际增氧的响应具有复杂性,施磷或增氧影响水稻光合作用,导致水稻各部位镉含量发生改变,可能是造成水稻各部位镉含量差异显著的重要原因,但对于氧磷互作调控水稻镉的吸收、转运与分配的机理还缺乏系统而深入的研究。本研究以杂交稻为研究对象,采用增氧方式对水稻进行施磷调控,分析水稻各生育期叶片光合特性与水稻成熟期镉吸收特征的变化规律,明确水稻叶片光合特性对氧磷互作的响应机制,为南方丘陵地区调控水稻镉吸收与转运的理论创新与技术集成提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验在湖南农业大学土壤与肥料实验中心站玻璃温室内进行。实验站所处地理位置属于亚热带季风性气候区,四季分明,年均气温 17.60°C ,年均无霜期 280.50 d,年均降雨量 1 403.53 mm,年总降雨 158.90 d,月均降雨量 116.96 mm,月总降雨 13.24 d,平均气压 101.22 kPa,相对湿度 80%。

1.2 供试材料

水稻品种为杂交稻“C 两优 608”,其全生育期 150 d,耐肥性中等。供试土壤为第四纪发育红黄泥,土壤质地为黏土,土壤肥力中等,采自湖南农业大学耘园基地水稻试验田,土样经风干、打碎、过 0.5 mm 筛后备用。土壤基本理化性质见表 1。

表1 土壤基本理化性质

Table 1 The major chemical characteristics of the experimental soil

全氮 Total N/ (g·kg ⁻¹)	全磷 Total P/ (g·kg ⁻¹)	全钾 Total K/ (g·kg ⁻¹)	碱解氮 Alkali-hydro N/ (mg·kg ⁻¹)	有效磷 Available P/ (mg·kg ⁻¹)	速效钾 Available K/ (mg·kg ⁻¹)	全镉 Total Cd/ (mg·kg ⁻¹)	有机质 Organic matter/ (g·kg ⁻¹)	pH值 pH value
1.86	8.04	12.73	165.24	30.68	125.73	0.60	24.69	6.42

1.3 试验设计

采用双因素交互试验设计,①灌溉方式:不增氧灌溉(NI)和增氧灌溉(OI)处理2种;②土壤施磷(P₂O₅)水平:不施磷(P₁)和施磷0.18(P₂)、0.36(P₃)、0.54 g·kg⁻¹(P₄)4种。共设8个处理,每个处理设12个重复,共96盆。根据已有试验结果,本试验水分管理方式为拔节期、灌浆期均保持1~3 cm浅水层,抽穗期土壤含水量保持田间持水率(42.93%)的70%~100%,成熟期水分自然落干。装土过程中采用螺旋方式预埋自制增氧灌溉管路系统,采用加气泵通过预埋的增氧灌溉管路系统向根际土壤输送氧气,每日8点和18点准时通气3 min。

试验于2015年5月8日育秧,7月2日移栽,整个生育期为拔节期7月2日—8月15日、抽穗期8月16日—9月6日、灌浆期9月7日—9月30日,10月1日开始水分自然落干,10月18日水稻成熟收获。试验用塑料桶底部直径18 cm、上部直径25 cm、盆深30 cm,每盆装干土7.5 kg。每盆施肥量为氮肥[CO(NH₂)₂] 2.29 g、钾肥(K₂O)1.56 g,氮肥基肥、分蘖肥与穗肥比例为3:3:4,基肥于移栽前1天施用,分蘖肥于移栽后第7天施用,穗肥于倒4叶和倒2叶期分两次等量施用,钾肥分别于7月8日和8月17日分两次等量施用。磷肥为过磷酸钙(P₂O₅),于移栽前一次性施用。为便于分离水稻根系,将土与肥料搅拌均匀,用尼龙网袋装好,一次性装土至塑料桶,轻微振荡,不压实。

1.4 测试指标及方法

1.4.1 土壤肥力及土壤镉含量的测定

土壤全氮采用浓H₂SO₄-H₂O₂消解-凯氏定氮法测定;全磷采用HClO₄-H₂SO₄法测定;全钾采用NaOH熔融-火焰光度法测定;碱解氮采用碱解扩散法测定;有效磷采用0.5 mol·L⁻¹ NaHCO₃浸提法测定;速效钾采用NH₄OAc浸提-火焰光度法测定;土壤pH值采用奥力龙868型pH计测定;全镉采用HF-HClO₄-HNO₃消解法测定。

1.4.2 水稻叶片光合特性测定

分别于8月4日、8月25日、9月11日采用LI-6400便携式光合测定仪(LI-COR, Inc. USA),选择晴

朗无风天气(上午9:00—12:00),随机选取相同部位完全展开的功能叶片(倒4叶)测定水稻拔节期、抽穗期、灌浆期的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(Tr)。

1.4.3 水稻各部位镉含量测定

水稻成熟后,于10月18日各取长势较为一致的代表性植株3盆,在24 h内用连二亚硫酸钠-柠檬酸钠-碳酸氢钠法(DCB法)提取水稻根表铁锰胶膜(DCB)及其镉。铁锰胶膜提取后的水稻根系、秸秆和籽粒于70℃烘箱中烘干至质量恒定,将烘干后的水稻各部位样品称干质量,粉碎,置于塑料密封袋中保存备用。水稻各部位样品采用浓硝酸和高氯酸(优级纯)联合消解法消解,将提取液转移到PE容量瓶,去离子水定容至50 mL, -5℃保存至分析结束, ICP-OES (OPerkin Elmer Optima 2000 DV)测定水稻各部位镉含量^[24]。

1.5 计算公式和数据分析

水稻各部位镉累积量及累积分配百分比由以下公式计算:

水稻各部位镉累积量(mg·株⁻¹)=水稻各部位镉含量(mg·kg⁻¹)×10⁻³×各部位干生物量(g·株⁻¹)

水稻总镉累积量(T_{Cd} , mg·株⁻¹)=Σ水稻各部位镉累积量(mg·株⁻¹)

水稻各部位累积分配百分比(%)=各部位镉累积量/水稻总镉累积量×100%

DCB_{Cd}、ROOT_{Cd}、STRAW_{Cd}、GRAIN_{Cd}分别代表镉在铁锰胶膜、根、秸秆和籽粒中的分配比例。

水稻各部位间转运能力以转运系数(Translocation factor, TF)表示,即后一部位镉累积量与前一位镉累积量的比值,如TF_{Root-S}为水稻秸秆部镉累积量与根部镉累积量的比值。

采用逐步分析法建立多元线性回归方程模型,模型如下:

$$y = \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \cdots + \beta_9 x_9 + \varepsilon$$

式中:y为因变量(水稻成熟期各部位镉含量及转移系数); $x_1, x_2, \cdots, x_9$ 为自变量,其中 x_1, x_2, x_3 为水稻拔节期P_n、G_s、Tr, x_4, x_5, x_6 为抽穗期P_n、G_s、Tr, x_7, x_8, x_9

为水稻灌浆期 P_n 、 G_s 、 Tr ; $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_9$ 为多元线性回归系数; ε 为随机误差。

采用 Microsoft Excel 2007 和 SPSS 22.0 进行数据整理; 采用 Duncan's 新复极差法进行单因素方差分析; 采用交互作用试验 (IDT) 进行氧、磷交互效应分析; 分别用 OriginPro 2016 软件、SPSS 22.0 软件进行差异分析与层次聚类分析制图。

2 结果与分析

2.1 施磷和增氧对水稻叶片光合特性的影响

由表2~表4可知, 无论增氧与否, 抽穗期适当水分胁迫, 均降低了水稻 G_s , 抑制了其光合作用, 导致水稻不同生育期间叶片光合特性产生差异。 $P_1 \sim P_4$ 处理时, 不增氧处理下水稻 P_n 随着水稻生育进程推进分别呈先增加后降低、先降低后增加、先降低后增加、逐渐降低的趋势; G_s 分别呈逐渐降低、先降低后增加、先降低后增加、逐渐增加的趋势; Tr 分别呈逐渐降低、先降低后增加、先降低后增加、先降低后增加的趋势。增氧处理下水稻 P_n 分别呈先降低后增加、先降

表2 水稻各生育期净光合速率及其方差分析 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
Table 2 Different analysis of net photosynthesis rate of rice ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

处理 Treatment	拔节期 Jointing stage	抽穗期 Heading stage	灌浆期 Filling stage
NIP ₁	24.37±0.97abB	28.27±1.22aA	20.73±0.30bC
NIP ₂	20.46±2.42bcAB	17.13±2.11dB	20.38±2.35bAB
NIP ₃	22.25±1.25bcB	19.12±1.61cdC	20.22±0.46bBC
NIP ₄	23.17±1.95bcA	22.57±2.71bA	21.52±0.87abA
OIP ₁	23.78±2.16bBC	22.74±1.04bBC	24.06±3.36aBC
OIP ₂	22.09±1.14bcA	19.87±1.85bcdAB	20.92±0.99bA
OIP ₃	26.83±1.70aA	22.17±2.17bcB	20.78±1.57bBC
OIP ₄	23.46±0.68bcA	22.34±1.06bcA	24.26±0.99aA
F-value	O	*	ns
	P	**	**
	O×P	ns	ns

注: NI 为不增氧灌溉, OI 为增氧灌溉; P_1, P_2, P_3, P_4 分别为施磷 0、0.18、0.36、0.54 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$; 数据为平均值±标准差 ($n=3$), 不同小写字母表示同列处理间在 0.05 水平差异显著, 不同大写字母表示同行处理间在 0.05 水平差异显著; ** 表示在 0.01 水平差异显著, * 表示在 0.05 水平差异显著, ns 表示差异不显著。下同。

Note: NI is non-oxygation, and OI is oxygation; P_1, P_2, P_3 and P_4 were different P application levels, which were 0, 0.18, 0.36 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ and 0.54 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$, respectively. The data are represented with mean ± standard deviation ($n=3$), different lowercase letters indicate significant difference at 0.05 level in the same column, and different capital letters indicate significant difference at 0.05 level in the same row. ** means significant difference at 0.01 level, * means significant difference at 0.05 level, ns means no insignificant difference. The same below.

表3 水稻各生育期气孔导度及其方差分析 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
Table 3 Different analysis of stomatal conductance of rice ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

处理 Treatment	拔节期 Jointing stage	抽穗期 Heading stage	灌浆期 Filling stage
NIP ₁	0.51±0.06aAB	0.42±0.03cB	0.36±0.01dB
NIP ₂	0.30±0.07cB	0.27±0.08bcB	0.47±0.04bcdA
NIP ₃	0.35±0.03bcCD	0.22±0.02bcE	0.43±0.02cdBC
NIP ₄	0.37±0.10bcC	0.40±0.02aC	0.70±0.10aA
OIP ₁	0.45±0.08abAB	0.35±0.05bcB	0.61±0.18abA
OIP ₂	0.33±0.05bcB	0.30±0.07bcB	0.49±0.03bcdA
OIP ₃	0.50±0.08aAB	0.29±0.03abDE	0.54±0.07bcA
OIP ₄	0.39±0.05abcC	0.31±0.01aC	0.53±0.07bcB
F-value	O	ns	*
	P	**	**
	O×P	**	**

表4 水稻各生育期蒸腾速率及其方差分析 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
Table 4 Different analysis of transpiration rate of rice ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

处理 Treatment	拔节期 Jointing stage	抽穗期 Heading stage	灌浆期 Filling stage
NIP ₁	11.07±0.28aA	9.05±0.25aBC	8.12±0.04cCD
NIP ₂	8.67±0.92cA	6.71±1.32cdeB	9.21±0.32bA
NIP ₃	9.21±0.40bcB	5.87±0.53deD	9.37±0.28abB
NIP ₄	9.22±1.30bcAB	8.21±0.27abBC	10.34±0.68aA
OIP ₁	10.62±0.86abA	7.56±0.83bcD	9.81±1.20abAB
OIP ₂	9.54±0.86bcA	6.82±0.77cdeB	9.58±0.11abA
OIP ₃	11.40±0.58aA	7.11±0.64bcdC	10.05±0.42abB
OIP ₄	9.51±0.32bcA	5.72±0.14eD	7.41±0.15cC
F-value	O	*	ns
	P	ns	ns
	O×P	ns	**

低后增加、逐渐降低、先降低后增加的趋势; G_s 、 Tr 均呈先降低后增加的趋势。

施磷导致水稻生育早期叶片 P_n 、 G_s 下降, 灌浆期 G_s 、 Tr 增加。由表2~表4可知, 不增氧时, 水稻拔节期、抽穗期 P_n 、 G_s 均随施磷量增加呈先降低后增加的趋势, 施磷使水稻 NIP₂~NIP₄ 处理拔节期、抽穗期 P_n 较 NIP₁ 处理显著降低 4.93%~16.02%、20.18%~39.41%, G_s 显著降低 28.46%~42.09%、4.74%~46.56%, 施磷导致水稻拔节期、抽穗期不同处理间 P_n 、 G_s 产生极显著差异 ($P<0.01$)。同时, 施磷使水稻抽穗期 Tr 显著降低 9.24%~35.09%, 灌浆期 G_s 、 Tr 显著增加 21.14%~95.18%、13.40%~27.28%, 水稻灌浆期 P_n 、 Tr 随施磷量增加分别呈先降低后增加、逐渐增加的趋势。抽穗期适当水分胁迫, 导致水稻 G_s 、 Tr 下降,

而灌浆期复水产生补偿效应, G_s 、 T_r 及胞间 CO_2 反应增加,施磷是导致水稻灌浆期不同处理间 G_s 产生极显著差异($P<0.01$)的重要原因。增氧通过提高稻田溶氧量,加强水稻灌浆期光合能力,导致水稻灌浆期不同处理间 P_n 、 G_s 产生显著差异($P<0.05$)。由表2~表4可知,施磷量 $\leq 0.36\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,增氧处理下灌浆期 P_n 、 G_s 、 T_r 均高于不增氧处理。氧、磷互作导致水稻各生育期不同处理间 G_s 和抽穗期、灌浆期不同处理间 T_r 产生极显著差异($P<0.01$)。氧、磷互作下水稻抽穗期 P_n 、 G_s 与灌浆期 P_n 随施磷量增加呈先降低后增加的趋势,增氧时施磷使灌浆期 G_s 降低10.54%~20.09%。

2.2 施磷和增氧对水稻成熟期各部位镉含量和转移系数的影响

2.2.1 水稻成熟期各部位镉含量和转移系数差异分析

无论是否增氧,控制水稻镉从秸秆部向籽粒的转移均是缓解水稻镉胁迫的重要策略,水稻成熟期镉多集中于根部和秸秆部(68.18%~84.57%),15.43%~31.82%集中于籽粒。由图1~图3可知,不增氧时,施磷通过促进水稻镉从秸秆部向籽粒的转移,影响水稻成熟期各部位镉的吸收与分配。表现为不增氧时,施磷使 $TF_{\text{Straw-G}}$ 增加25.63%~78.41%;施磷量为 $0.18\text{ g}\cdot$

kg^{-1} 时,水稻成熟期籽粒镉含量最低($0.25\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$),其各部位镉累积分配比例依次为根部(39.59%)>秸秆部(30.68%)>籽粒(23.63%)>DCB(6.10%)。施磷对水稻成熟期不同处理间各部位镉含量(除铁锰胶膜外)及TF产生显著影响。

增氧在促进水稻镉由根部向秸秆部累积的同时,抑制了水稻镉从秸秆部向籽粒的转移,促使水稻各部位镉重新分配。表现为增氧处理下水稻 $TF_{\text{Straw-G}}$ 较不增氧处理低31.32%~45.65%;水稻秸秆部镉累积分配比例表现为OI(33.68%~46.18%)>NI(22.54%~36.44%),籽粒镉累积分配比例表现为OI(15.43%~27.99%)<NI(22.82%~31.82%)。增氧对水稻成熟期各部位镉含量(除铁锰胶膜外)和TF产生显著影响。

氧、磷互作在促进水稻镉由根表向根部转移的同时,提高了水稻镉由秸秆部向籽粒的转移能力,促使水稻各部位镉含量增加及各部位镉的重新分配。表现为增氧时,施磷使水稻根部、秸秆部、籽粒镉含量和 $TF_{\text{DCB-R}}$ 、 $TF_{\text{Straw-G}}$ 较 OIP_1 处理高137.10%~380.14%、58.41%~104.01%、90.76%~191.88%、71.95%~341.30%、13.16%~42.89%;不外施磷肥情况下, OIP_1 处理水稻成熟期籽粒镉含量最低($0.13\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$),水稻各部位

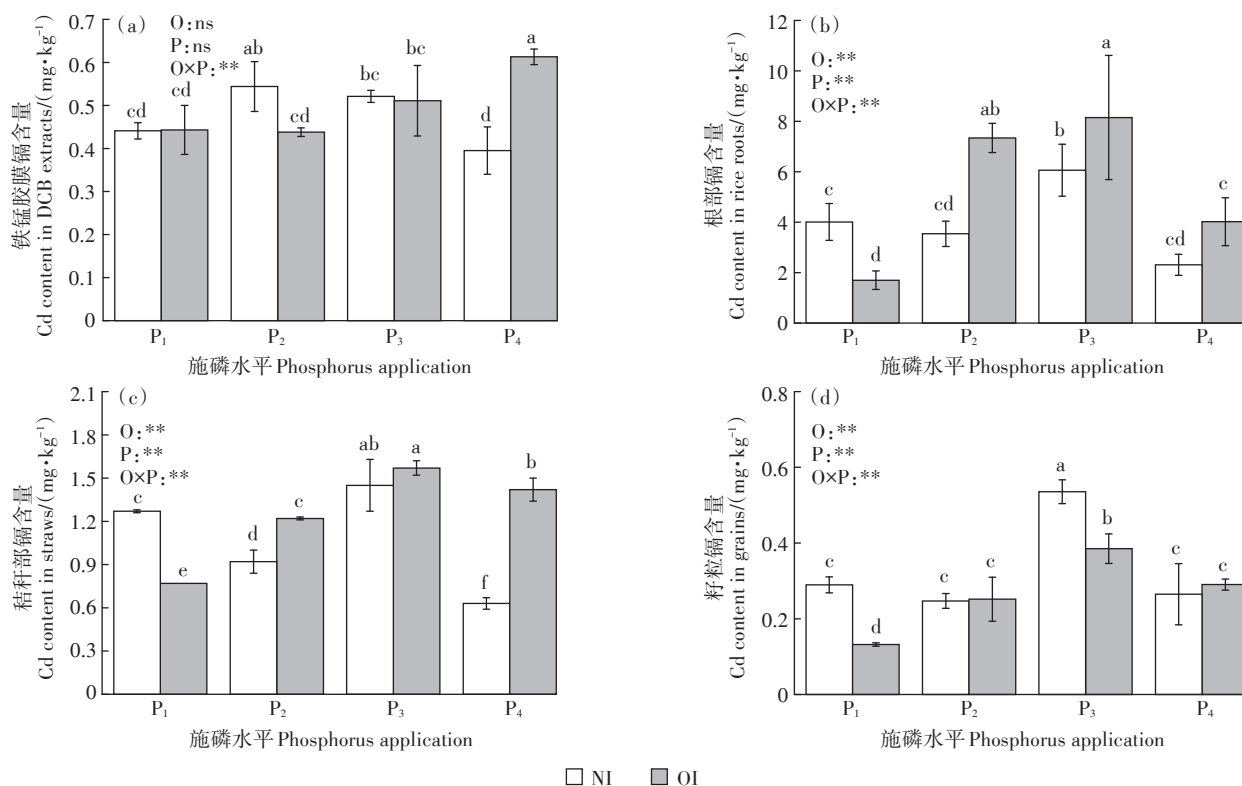


图1 不同处理下水稻成熟期各部位镉含量的动态变化

Figure 1 Dynamic changes of Cd content in each part at maturity stage

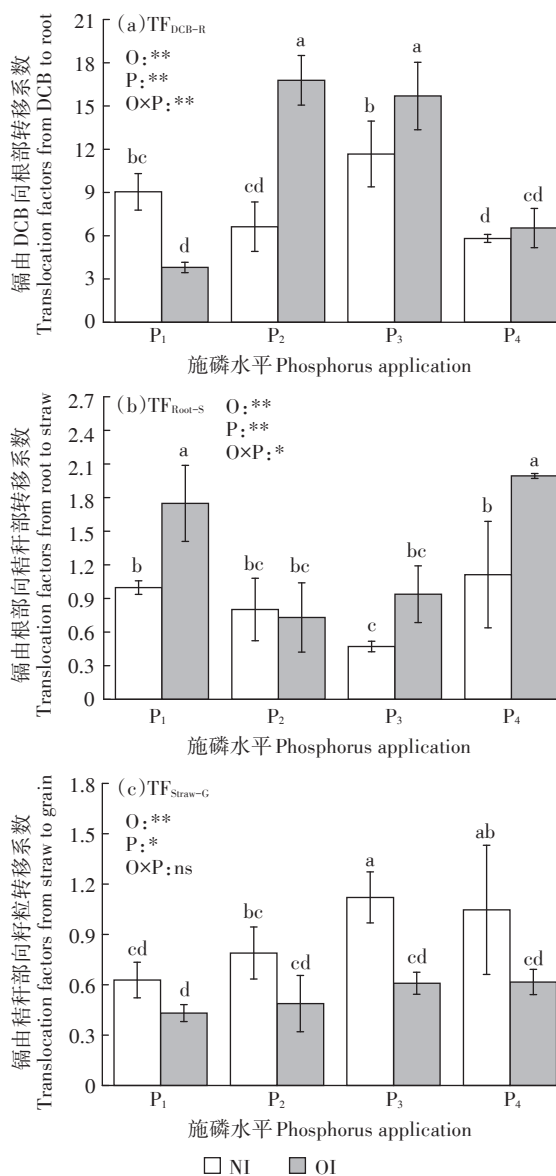


图2 不同处理下水稻成熟期转移系数的动态变化
Figure 2 Dynamic changes of Cd translocation factors at maturity stage

镉累积分配比例依次为秸秆部(46.18%)>根部(26.89%)>籽粒(19.87%)>DCB(7.06%)。氧、磷互作使水稻成熟期不同处理间各部位镉含量、 TF_{DCB-R} 、 TF_{Root-S} 产生显著差异。

2.2.2 水稻成熟期镉吸收指标层次聚类分析

以水稻成熟期各部位镉含量、累积分配比例及转移系数为因素集,以{满意,不满意,非常不满意}为判断集,对水稻成熟期镉吸收指标进行层次聚类分析及描述统计量计算。由图4可见,当距离为9~13时,各处理可分为满意{OIP₁、OIP₄},不满意{NIP₁、NIP₂、OIP₃、NIP₄},非常不满意{OIP₂、NIP₃}3种类型。由表5可知,满意类型{OIP₁、OIP₄}籽粒镉含量均值最小

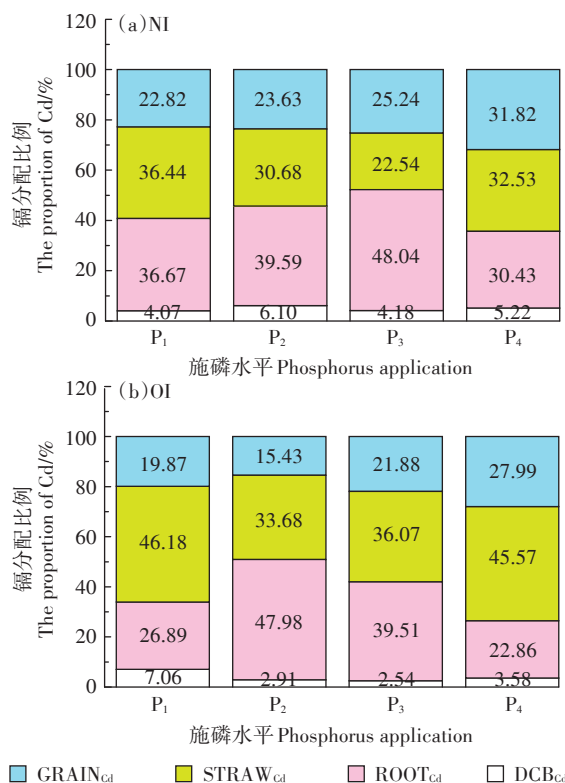


图3 不同处理下水稻成熟期器官内镉分配比例的动态变化
Figure 3 Dynamic changes of distribution percentage in rice at maturity stage

($0.21 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$), TF_{Root-S} 均值最大(1.87), $TF_{Straw-G}$ 均值最小(0.52), 秸秆部镉分配比例均值最大(45.87%)。说明OIP₁和OIP₄处理均可作为氧、磷互作抑制水稻成熟期镉吸收的理论满意方案。其中OIP₁处理籽粒镉含量最低($0.13 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$),可优选为水稻籽粒镉毒害降低的最佳氧磷灌溉模式。

2.3 水稻成熟期镉吸收指标与水稻叶片光合特性的相关性

水稻成熟期镉吸收指标与水稻叶片光合特性相

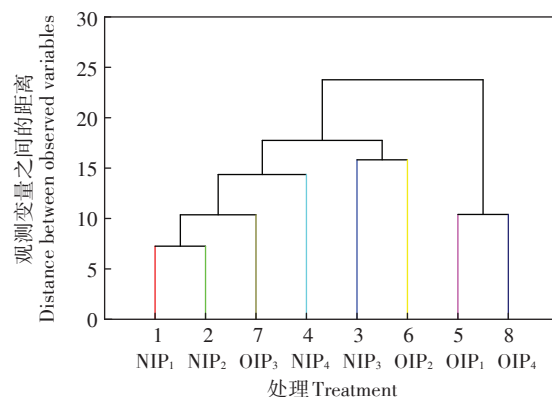


图4 水稻成熟期镉吸收聚类分析结果
Figure 4 Results of cluster analysis of Cd uptake in rice at maturity stage

表5 层次聚类分析描述统计量
Table 5 Descriptive statistics of hierarchical cluster analysis

聚类类型 Clustering type	描述统计量 Descriptive statistics	极小值 Minimal value	极大值 Maximum value	均值 Mean value	标准差 Standard deviation
满意	铁锰胶膜镉含量/(mg·kg ⁻¹)	0.44	0.61	0.53	0.12
	根部镉含量/(mg·kg ⁻¹)	1.70	4.02	2.86	1.64
	秸秆镉含量/(mg·kg ⁻¹)	0.77	1.42	1.09	0.46
	籽粒镉含量/(mg·kg ⁻¹)	0.13	0.29	0.21	0.11
	TF _{DCB-R}	3.80	6.54	5.17	1.93
	TF _{Root-S}	1.75	1.99	1.87	0.17
	TF _{Straw-G}	0.43	0.62	0.52	0.13
	DCB _{cd} /%	3.59	7.06	5.32	2.45
	ROOT _{cd} /%	22.86	26.90	24.88	2.86
	STRAW _{cd} /%	45.57	46.18	45.87	0.43
	GRAIN _{cd} /%	19.87	27.99	23.93	5.74
	有效N(列表状态)	2			
不满意	铁锰胶膜镉含量/(mg·kg ⁻¹)	0.40	0.54	0.47	0.07
	根部镉含量/(mg·kg ⁻¹)	2.31	8.15	4.50	2.53
	秸秆镉含量/(mg·kg ⁻¹)	0.63	1.57	1.10	0.41
	籽粒镉含量/(mg·kg ⁻¹)	0.25	0.39	0.30	0.06
	TF _{DCB-R}	5.82	15.69	9.29	4.48
	TF _{Root-S}	0.80	1.11	0.96	0.13
	TF _{Straw-G}	0.61	1.05	0.77	0.20
	DCB _{cd} /%	2.54	6.10	4.48	1.54
	ROOT _{cd} /%	30.43	39.59	36.55	4.30
	STRAW _{cd} /%	30.68	36.44	33.93	2.79
	GRAIN _{cd} /%	21.88	31.82	25.04	4.58
	有效N(列表状态)	4			
非常不满意	铁锰胶膜镉含量/(mg·kg ⁻¹)	0.44	0.52	0.48	0.06
	根部镉含量/(mg·kg ⁻¹)	6.06	7.34	6.70	0.91
	秸秆镉含量/(mg·kg ⁻¹)	1.22	1.45	1.33	0.16
	籽粒镉含量/(mg·kg ⁻¹)	0.25	0.54	0.39	0.20
	TF _{DCB-R}	11.67	16.78	14.22	3.61
	TF _{Root-S}	0.47	0.73	0.60	0.18
	TF _{Straw-G}	0.49	1.12	0.80	0.45
	DCB _{cd} /%	2.91	4.18	3.54	0.90
	ROOT _{cd} /%	47.98	48.04	48.01	0.04
	STRAW _{cd} /%	22.54	33.68	28.11	7.88
	GRAIN _{cd} /%	15.43	25.24	20.34	6.94
	有效N(列表状态)	2			

注:有效N(列表状态)分别为满意、不满意、非常不满意聚类类型中的类别数量。
Note: Valid N(list status) is the number of categories of satisfied, dissatisfied and very dissatisfied cluster types respectively.

关性分析结果(表6)表明,抽穗期、灌浆期是影响水稻成熟期根部、秸秆部镉吸收及转运的关键时期,施磷使抽穗期Gs、Tr降低,灌浆期Pn、Gs增加的同时,还促进了水稻镉由根部向秸秆部的转移,但整体水稻秸秆部镉含量会降低,表现为不增氧时,铁锰胶膜镉含量与抽穗期Gs、Tr呈显著负相关($P<0.05$),

多元线性回归方程为 $y=0.648-0.526x_5$; 秸秆镉含量与灌浆期Gs呈极显著负相关($P<0.01$),多元线性回归方程为 $y=-0.405-4.044x_8+0.372x_9$; TF_{Root-S}与灌浆期Pn呈显著正相关($P<0.05$),多元线性回归方程为 $y=-2.976+0.185x_7$ 。

氧、磷互作下灌浆期Pn的增加,可抑制水稻镉由

根表向根部累积与转移,促进镉由水稻根部向秸秆部转移,表现为增氧时,铁锰胶膜镉含量与抽穗期 T_r 呈显著负相关 ($P<0.05$),与灌浆期 T_r 呈极显著负相关 ($P<0.01$),多元线性回归方程为 $y=0.988-0.053x_9$;根部镉含量、 TF_{DCB-R} 与灌浆期 P_n 呈显著负相关 ($P<0.05$),多元线性回归方程分别为 $y=22.677-0.772x_7$ 、 $y=69.084-65.278x_5-1.69x_7$; TF_{Root-S} 与灌浆期 P_n 呈极显著正相关 ($P<0.01$),多元线性回归方程为 $y=-1.496+0.197x_7-0.171x_9$ 。增氧增强水稻灌浆期光合能力(表

2)可能是影响水稻成熟期籽粒镉吸收与转运的关键。

3 讨论

3.1 施磷和增氧对水稻叶片光合特性的影响

叶片光合特性直接影响水稻干物质的累积速率及累积量^[25],合理投入水肥气量是提高作物光合作用及水稻干物质累积量的关键。施磷、灌溉方式通过影响水稻光合磷酸化过程,调控碳水化合物合成与转运,致使水稻各部位质量比例和籽粒镉含量发生变

表6 水稻成熟期镉吸收指标与各生育期叶片光合特性的相关系数
Table 6 Correlation coefficient of Cd absorption index and TFs at mature stage and rice leaf photosynthetic characteristics

指标 Index	处理 Treatment	生育期 Growth stage	净光合速率 Pn	气孔导度 Gs	蒸腾速率 Tr	
铁锰胶膜 镉含量	NI	拔节期	-0.231	-0.261	-0.123	
		抽穗期	-0.523	-0.681*	-0.621*	
		灌浆期	-0.135	-0.496	-0.238	
	多元线性回归方程		$y=0.648-0.526x_5(R^2=0.900,df=1,P<0.05)$			
	OI	拔节期	0.208	0.074	-0.114	
		抽穗期	0.060	-0.250	-0.663*	
		灌浆期	0.114	-0.163	-0.759**	
	多元线性回归方程		$y=0.988-0.053x_9(R^2=0.577,df=1,P<0.01)$			
	根部镉含量	NI	拔节期	-0.065	-0.03	0.026
			抽穗期	-0.120	-0.571	-0.522
灌浆期			-0.387	-0.571	-0.317	
多元线性回归方程		—				
OI		拔节期	0.209	-0.032	0.129	
		抽穗期	-0.501	-0.556	-0.166	
		灌浆期	-0.633*	-0.274	0.214	
多元线性回归方程		$y=22.677-0.772x_7(R^2=0.401,df=1,P<0.05)$				
秸秆部镉 含量		NI	拔节期	0.152	0.260	0.310
			抽穗期	0.136	-0.421	-0.325
	灌浆期		-0.206	-0.772**	-0.551	
	多元线性回归方程		$y=-0.405-4.044x_8+0.372x_9(R^2=0.747,df=2,P<0.01)$			
	OI	拔节期	0.382	0.077	0.062	
		抽穗期	-0.026	-0.479	-0.422	
		灌浆期	-0.319	-0.301	-0.233	
	多元线性回归方程		—			
	籽粒镉含量	NI	拔节期	0.067	-0.049	0.019
			抽穗期	-0.213	-0.560	-0.536
灌浆期			-0.331	-0.317	-0.055	
多元线性回归方程		—				
OI		拔节期	0.508	0.240	0.240	
		抽穗期	-0.086	-0.274	-0.142	
		灌浆期	-0.451	-0.213	-0.054	
多元线性回归方程		—				

注: df 为自由度。
Note: df is the degree of freedom.

续表6 水稻成熟期镉吸收指标与各生育期叶片光合特性的相关系数

Continued table 6 Correlation coefficient of Cd absorption index and TFs at mature stage and rice leaf photosynthetic characteristics

指标 Index	处理 Treatment	生育期 Growth stage	净光合速率 Pn	气孔导度 Gs	蒸腾速率 Tr	
TF _{DCB-R}	N1	拔节期	0.025	0.094	0.112	
		抽穗期	0.077	-0.386	-0.344	
		灌浆期	-0.387	-0.516	-0.331	
		多元线性回归方程	—			
	O1	拔节期	0.102	-0.122	0.083	
		抽穗期	-0.51	-0.494	-0.037	
		灌浆期	-0.678*	-0.316	0.348	
		多元线性回归方程	$y=69.084-65.278x_5-1.69x_7 (R^2=0.702, df=1, P<0.01)$			
	TF _{Root-S}	N1	拔节期	0.056	0.080	-0.015
			抽穗期	0.367	0.529	0.491
灌浆期			0.643*	0.433	0.244	
多元线性回归方程			$y=-2.976+0.185x_7 (R^2=0.414, df=1, P<0.05)$			
O1		拔节期	-0.232	-0.031	-0.237	
		抽穗期	0.529	0.114	-0.373	
		灌浆期	0.836**	0.449	-0.446	
		多元线性回归方程	$y=-1.496+0.197x_7-0.171x_9 (R^2=0.822, df=2, P<0.01)$			
TF _{Straw-G}		N1	拔节期	0.114	-0.196	-0.122
			抽穗期	-0.329	-0.235	-0.277
	灌浆期		-0.248	0.288	0.401	
	多元线性回归方程		—			
	O1	拔节期	0.429	0.197	0.079	
		抽穗期	0.056	0.189	-0.040	
		灌浆期	-0.184	-0.220	-0.350	
		多元线性回归方程	—			

化^[26-27],这可能是影响水稻成熟期镉吸收与分配的关键。磷素作为核酸、磷脂等的重要组成成分,能参与包括光合作用在内的多种作物能量代谢和酶促反应^[14],适量施磷可提高水稻光合能力,显著增加水稻植株干生物量^[25];低磷或过量施磷则导致水稻开花期延迟,植株叶片长度和宽度均减小,Pn和叶片叶绿素含量下降^[28],光合产物累积量减少^[29]。水稻抽穗期、灌浆期Pn、Gs和Tr降低,阻碍了水稻幼穗发育和颖花分化,导致籽粒充实严重受损,穗粒质量和结实率降低^[7]。本研究结果表明,施磷导致水稻生育早期Pn、Gs下降,灌浆期Gs、Tr增加,而氧、磷互作则导致抽穗期光合能力和灌浆期Gs降低。表现为不增氧时,施磷使拔节期、抽穗期Pn降低4.93%~16.02%、20.18%~39.41%,Gs降低28.46%~42.09%、4.74%~46.56%,Tr降低16.71%~21.67%、9.24%~35.09%,灌浆期Gs、Tr增加21.14%~95.18%、13.40%~27.28%;增氧时,施磷使抽穗期Pn、Gs和Tr降低1.77%~12.62%、11.45%~17.11%、5.94%~24.36%,灌浆期Gs降低10.49%~

20.13%。湖南水稻种植区高供磷水平稻田土壤(有效磷含量30.68 mg·kg⁻¹)^[23]可能导致不增氧时拔节期、抽穗期光合能力降低;土壤根际土壤磷量随水稻生长而降低,可能导致不增氧时灌浆期Gs、Tr增加。叶绿素是影响植物光合作用的重要色素之一,水稻光合能力的降低与Gs、叶绿素含量的减少有关^[29],氧、磷互作降低灌浆期Gs,可能与水稻灌浆期根系老化^[23]、叶片叶绿素含量大幅减少^[30]有关。

土壤水分是影响水稻叶片光合特性的另一关键因素。与淹水灌溉相比,间歇灌溉能提高水稻Gs和Tr,更有利于叶片进行光合作用^[31];滴灌可降低水稻Pn,受旱水稻叶片Pn、Gs均低于淹水灌溉和间歇灌溉^[30];而增氧灌溉技术能使土壤具有较高的溶解氧浓度,对改善稻田氧营养更直接有效^[11],其中超微气泡水灌溉系统因受天气因素影响小、可操作性强^[32]而广泛应用于田间小区实验。增施过氧化钙和微纳气泡水灌溉处理均有助于增强根系活力,提高水稻主要生育期光合能力,促进水稻对氮、磷、钾等营养元素的吸

收,增加水稻干物质累积量^[33]。本研究结果表明,无论增氧与否,抽穗期土壤持水率保持在70%~100%,水稻光合作用被抑制,而灌浆期复水出现补偿效应,叶片光合能力增强,水稻Pn、Gs及Tr多在拔节-始穗期出现最小值,拔节-始穗期缺水时根尖产生的脱落酸(ABA)在木质部流中传递,导致气孔关闭,Gs下降,胞间CO₂反应受阻,叶片光合能力降低^[32,34]。本研究结果还显示,增氧使灌浆期Pn增加,施磷量 $\leq 0.36 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,增氧处理下水稻灌浆期Pn、Gs、Tr均高于不增氧处理。增氧抑制水稻灌浆期叶绿体膜系统的膜脂过氧化作用,导致叶绿素含量增加,最终延缓叶片衰老,这可能造成水稻主要生育期光合能力和干物质累积量的增加。

3.2 叶片光合特性对水稻成熟期镉吸收与转运的影响

镉进入土壤即呈现易积累、难降解等特点,会对水稻的生长及农田生态系统产生不利影响^[35]。对于中轻度镉污染土壤更倾向于从水稻品种差异、施磷及灌溉方式等方面进行降低水稻镉毒害的技术措施研究;选种低镉累积水稻品种是减少水稻镉吸收最有效的方法之一;施磷是降低水稻镉积累的重要措施,但过量施磷会造成水肥利用率降低、经济效益差、镉吸收和水稻生长矛盾等问题^[36];不同灌溉方式对水稻镉吸收影响差异显著,根部和籽粒镉含量多表现为干旱>干湿交替>持续淹水^[14]。施磷、灌溉方式通过调控水稻茎叶对镉的吸收与转移,影响水稻根对镉的吸收与分配^[10,12]。本研究结果表明,无论增氧与否,施磷均对水稻各部位镉吸收存在明显的促进效果,水稻镉多集中于根部和秸秆部(68.18%~84.57%),15.43%~31.82%集中于籽粒,施磷可促进水稻成熟期镉从秸秆部向籽粒的转移(图2)。表现为不增氧时,施磷使水稻成熟期TF_{Straw-G}增加25.63%~78.41%;增氧时,施磷使水稻根部、秸秆部、籽粒镉含量、TF_{DCB-R}、TF_{Straw-G}分别增加137.10%~380.14%、58.41%~104.01%、90.76%~191.88%、71.95%~341.30%、13.16%~42.89%。层次聚类分析结果进一步表明:不外施磷肥情况下,增氧使水稻成熟期籽粒镉含量最低(0.13 mg·kg⁻¹),为抑制水稻成熟期籽粒镉吸收的最佳氧磷灌溉模式。多数研究表明,抽穗期、灌浆期和成熟期是水稻籽粒镉累积和镉由茎部和叶片向籽粒转移的关键时期,镉的贡献率可达65%~75%^[8],对水稻关键生育期采取阻控措施可降低水稻镉的吸收和累积。Cd²⁺进入植物细胞后可取代叶绿体中Fe²⁺、Zn²⁺等二价阳离子,破坏叶绿体结构,降低植物叶绿素含量和光合作用,抑制

植株生长^[37]。施磷可缓解镉胁迫对水稻生长及光合叶绿素合成的抑制作用,增强水稻对镉的吸收和转运能力^[8]。水稻成熟期镉吸收指标与水稻各生育期叶片光合特性线性回归分析结果初步表明,抽穗期、灌浆期是影响水稻根部、秸秆部镉吸收及转运的关键时期,施磷导致抽穗期Gs、Tr降低,灌浆期Pn、Gs增加的同时,降低了镉由水稻根表向根部的转移,促进了水稻成熟期镉由根部向秸秆部的转移,但水稻秸秆部镉含量降低,表现为铁锰胶膜镉含量与抽穗期Gs、Tr呈负相关关系(R 分别为-0.681*和-0.621*),秸秆部镉含量与灌浆期Gs呈负相关关系($R=-0.772^{**}$),TF_{Root-S}与灌浆期Pn呈正相关关系($R=0.643^{*}$);氧、磷互作导致灌浆期Pn增加的同时,可降低镉由水稻根表向根部的转移,促进镉由水稻根部向秸秆部的转移,根部镉含量、TF_{DCB-R}与灌浆期Pn呈负相关关系(R 分别为-0.633*和-0.678*),TF_{Root-S}与灌浆期Pn呈正相关关系($R=0.836^{**}$)。也有研究表明,施磷通过影响根际土壤pH值、氧化还原电位(Eh)等理化性质,有效提高根表铁膜对镉的拦截作用,进而对水稻镉的吸收与转运产生抑制效果^[10-11]。因此,施磷和氧、磷互作调控水稻根际土壤理化性质^[37],促进水稻根系发育及代谢,影响水稻主要生育期光合能力,可能是影响水稻成熟期籽粒镉吸收与分配的关键。

增氧有利于灌浆期叶片叶绿素合成和叶片光合能力增强^[38],延缓生育后期水稻叶片的衰老速度^[39],这可能是影响水稻成熟期籽粒镉吸收与转运的关键因素。本研究结果显示,增氧可促进镉在秸秆部的吸收与累积,降低水稻成熟期籽粒镉含量及镉从秸秆部向籽粒的转移能力,导致水稻各部位镉重新分配。施磷量 $\leq 0.36 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,增氧处理下水稻成熟期TF_{Straw-G}、籽粒镉累积分配比例均低于不增氧处理,秸秆部镉累积分配比例均高于不增氧处理(图3)。水培条件下充氧处理通过调节根细胞壁中果胶合成方式,增加根对镉的保留能力,减少地上部镉积累^[15],镉胁迫下充氧处理对应根部OsIRT1、OsLCD的表达量均下调,根内OsHMA3的表达量上调^[16],因此,增氧通过调控水稻部分关键性蛋白基因,影响水稻生理生长特性以创造更高生物量,从而影响镉在水稻内的吸收、转运、隔离和外排,降低籽粒镉含量。

4 结论

(1)不外施磷肥情况下,增氧使水稻成熟期籽粒镉含量最低(0.13 mg·kg⁻¹),为降低水稻成熟期籽粒

镉吸收的最佳氧磷灌溉方式;无论增氧与否,施磷均可促进水稻成熟期镉的吸收,水稻镉多集中于根部和秸秆部;增氧通过调整水稻内在敏感性,降低水稻成熟期籽粒镉含量及镉从秸秆部向籽粒的转移,促使水稻各部位镉重新分配。

(2)抽穗期、灌浆期的光合特性是影响水稻成熟期根部、秸秆部镉吸收及转运的关键。施磷降低抽穗期气孔导度、蒸腾速率,增加灌浆期净光合速率、气孔导度,同时促进了水稻成熟期镉由根部向秸秆部的转移,降低秸秆部镉含量;氧、磷互作下灌浆期净光合速率的增加,降低了水稻镉由根表向根部的累积与转移,促进镉由水稻根部向秸秆部转移。

参考文献:

- [1] BARI M A, AKTHER M S, REZA M A, et al. Cadmium tolerance is associated with the root-driven coordination of cadmium sequestration, iron regulation, and ROS scavenging in rice[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 136:22–33.
- [2] GUO J, QIN S, RENGEL Z, et al. Cadmium stress increases antioxidant enzyme activities and decreases endogenous hormone concentrations more in Cd-tolerant than Cd-sensitive wheat varieties[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 172:380–387.
- [3] PAL D, MAITI S K. Abatement of cadmium(Cd) contamination in sediment using tea waste biochar through meso-microcosm study[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2019, 212:986–996.
- [4] YE Y, DONG W, LUO Y, et al. Cultivar diversity and organ differences of cadmium accumulation in potato (*Solanum tuberosum* L.) allow the potential for Cd-safe staple food production on contaminated soils[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 711:134534.
- [5] REHMAN M Z, BATOOL Z, AYUB M A, et al. Effect of acidified biochar on bioaccumulation of cadmium(Cd) and rice growth in contaminated soil[J]. *Environmental Technology & Innovation*, 2020, 19:101015.
- [6] 郑涵. 稻田土壤中Cd形态与有效性主要影响因子与调控关键技术[D]. 北京:中国农业科学院, 2020. ZHENG H. Main factors affecting the forms and bioavailability of Cd and its key regulation technologies in paddy soils[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2020.
- [7] 方笑堃, 陈志炜, 程兆康, 等. 太阳辐射减弱对水稻光合生理特性和中微量元素积累的影响[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(4):1345–1351. FANG X K, CHEN Z W, CHENG Z K, et al. Effect of reduced solar radiation on photosynthetic physiological characteristics and accumulation of secondary and microelements in paddy rice[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(4):1345–1351.
- [8] 霍洋. 外源磷对水稻镉吸收和累积的影响研究[D]. 长沙:中南林业科技大学, 2021. HUO Y. Mechanisms of cadmium uptake and accumulation in rice due to exogenous phosphorus[D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology, 2021.
- [9] 谭文韬, 霍洋, 周航, 等. 水稻磷盈亏对镉吸收转运的影响[J]. *环境科学*, 2022, 43(6):3308–3314. TAN W T, HUO Y, ZHOU H, et al. Effects of phosphorus sufficiency and deficiency on cadmium uptake and transportation by rice[J]. *Environmental Science*, 2022, 43(6):3308–3314.
- [10] 李欣阳, 龙坚, 董霞, 等. 硅钙镁肥对不同母质稻田土壤水稻Cd吸收累积的影响及其差异研究[J]. *湖南生态科学学报*, 2018, 5(3):1–9. LI X Y, LONG J, DONG X, et al. Study on the differences of the effects of Si-Ca-Mg fertilizer on uptake and accumulation of cadmium in rice plants on different soil types[J]. *Journal of Hunan Ecological Science*, 2018, 5(3):1–9.
- [11] 傅友强, 沈宏, 杨旭健. 适度干湿交替促进水稻根表红棕色铁膜形成的根层诱导机制[J]. *植物生理学报*, 2017, 53(12):2167–2180. FU Y Q, SHEN H, YANG X J. Root-based mechanism of stimulated formation of reddish-brown on rice root surface by moderate alternate wetting and drying iron plaque[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2017, 53(12):2167–2180.
- [12] FU Y Q, XU J Y, HONG S. Root iron plaque alleviates cadmium toxicity to rice (*Oryza sativa*) seedlings[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 161:531–541.
- [13] WAN Y N, HUANG Q Q, CAMARA A Y, et al. Water management impacts on the solubility of Cd, Pb, As, and Cr and their uptake by rice in two contaminated paddy soils[J]. *Chemosphere*, 2019, 228:360–369.
- [14] 曹庭悦, 刘鸣达, 沃惜慧, 等. 硅、磷配施对水稻镉吸收转运的影响及其机制[J]. *农业环境科学学报*, 2020, 39(1):37–44. CAO T Y, LIU M D, WO X H, et al. Effects of combined application of silicon and phosphorus on cadmium uptake and transport in rice and its mechanisms[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2020, 39(1):37–44.
- [15] 李沪波. 充氧调控水稻镉积累的作用及机制研究[D]. 杭州:浙江理工大学, 2019. LI H B. Effects and mechanisms of aeration on cadmium accumulation in rice[D]. Hangzhou: Zhejiang Sci-Tech University, 2019.
- [16] 杨耀帅. 缺氧和充氧条件对水稻Cd积累及茎OsHMA2基因表达的影响[D]. 广州:暨南大学, 2017. YANG Y S. Effects of anoxic and aerobic management on cadmium accumulation and expression of OsHMA2 in rice shoot[D]. Guangzhou: Jinan University, 2017.
- [17] 杨荣. 水-磷互作调节棉花根系形态和磷效率的机制研究[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学, 2017. YANG R. Study on the mechanism of the interaction between water and phosphorus on the root morphology and phosphorus efficiency of cotton[D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2017.
- [18] 冯媛媛, 申艳, 徐明岗, 等. 施磷量与小麦产量的关系及其对土壤、气候因素的响应[J]. *植物营养与肥料学报*, 2019, 25(4):683–691. FENG Y Y, SHEN Y, XU M G, et al. Relationship between phosphorus application amount and grain yield of wheat and its response to soil and climate factors[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2019, 25(4):683–691.
- [19] 李跃娜, 侯立刚, 齐春艳, 等. 不同磷素营养水平对水稻剑叶光合特性的影响[J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(32):18035–18037. LI Y

- N, HOU L G, QI C Y, et al. Effects of different levels of phosphorus nutrient on the photosynthesis characteristic of rice flag[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2010, 38(32):18035-18037.
- [20] 赵艳玲. 磷肥抑制水稻镉吸收转运的作用机理研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2021. ZHAO Y L. Mechanism of phosphate fertilizer inhibiting cadmium accumulation in rice[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2021.
- [21] 方波, 肖腾伟, 苏娜娜, 等. 水稻镉吸收及其在各部位间转运积累的研究进展[J]. 中国水稻科学, 2021, 35(3):225-237. FANG B, XIAO T W, SU N N, et al. Research progress on cadmium uptake and its transport and accumulation among organs in rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2021, 35(3):225-237.
- [22] 张子叶, 纪雄辉, 谢运河, 等. 水稻对镉和砷的吸收转运规律研究[J]. 杂交水稻, 2020, 35(6):68-74. ZHANG Z Y, JI X H, XIE Y H, et al. Studies on the uptake and transport dynamics of cadmium and arsenic in rice[J]. *Hybrid Rice*, 2020, 35(6):68-74.
- [23] 刘崇现, 张文萍, 周卫军, 等. 施磷量对增氧条件下水稻根系酸性磷酸酶活性及产量的影响[J]. 灌溉排水学报, 2019, 38(7):32-37. LIU C X, ZHANG W P, ZHOU W J, et al. Effect of phosphorus application on activity of root acid phosphatase and yield of rice under oxygenation[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2019, 38(7):32-37.
- [24] ZHANG W P, LI H C, TAN X, et al. Fe-Mn plaque formation mechanism underlying the inhibition of cadmium absorption by rice under oxygenation conditions[J]. *Environmental Engineering Science*, 2021, 38(7):676-684.
- [25] ALBERT R, ACHARYA B R, JEON B W, et al. A new discrete dynamic model of ABA-induced stomatal closure predicts key feedback loops[J]. *PLoS Biology*, 2017, 15(9):e2003451.
- [26] 才硕. 微纳米气泡增氧灌溉技术在水稻灌区节水减排中的应用研究[J]. 节水灌溉, 2016(9):117-120, 128. CAI S. Application research of micro-nano bubble aerated irrigation technique in water conservation and wastewater discharge from rice irrigation area[J]. *Water Saving Irrigation*, 2016(9):117-120, 128.
- [27] WU H, XIANG J, ZHANG Y P, et al. Effects of post-anthesis nitrogen uptake and translocation on photosynthetic production and rice yield[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1):1-11.
- [28] 付尧, 尚博, 张国友, 等. 不同生育期臭氧熏蒸对水稻光合作用及生长的影响差异[J]. 农业环境科学学报, 2021, 40(10):2066-2075. FU R, SHANG B, ZHANG G Y, et al. Differential effects of ozone pollution on photosynthesis and growth of rice during two growth stages[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2021, 40(10):2066-2075.
- [29] 舒雨. 低磷对小麦叶片生长和光合作用的影响及机理研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2021. SU Y. Studies on the mechanism of the effects of low phosphorus on leaf growth and photosynthesis in wheat [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2021.
- [30] 李向春, 李丽, 王圣毅, 等. 不同灌溉方式对水稻叶片生理特性的影响[J]. 大麦与谷类科学, 2015(1):11-15. LI X C, LI L, WANG S Y, et al. Effects of different irrigation methods on physiological characteristics of rice leaves[J]. *Barley and Cereal Sciences*, 2015(1):11-15.
- [31] 陈昱, 时红, 才硕, 等. 土壤改良和灌溉方式对水稻水分利用及光合特性的影响[J]. 中国农村水利水电, 2021(11):154-160. CHEN Y, SHI H, CAI S, et al. Effects of soil improvement and irrigation methods on water use and photosynthetic characteristics of rice [J]. *China Rural Water and Hydropower*, 2021(11):154-160.
- [32] 胡继杰, 朱练峰, 钟楚, 等. 增氧模式对水稻光合特性及产量的影响[J]. 中国水稻科学, 2017, 31(3):278-287. HU J J, ZHU L F, ZHONG C, et al. Effects of aeration methods on photosynthetic characteristics and yield of rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2017, 31(3):278-287.
- [33] 刘惠东, 李汉常, 姚邦松, 等. 不同氧磷管理对水稻根系活力和产量的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2020, 46(2):130-137. LIU H D, LI H C, YAO B S, et al. Effects of different management of oxygen and phosphorus on root activity and yield of rice[J]. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*, 2020, 46(2):130-137.
- [34] 徐孟亮, 丁绿萍, 罗佳, 等. 超级稻超高产形成的光合机制研究进展[J]. 生命科学研究, 2021(5):386-392. XU M L, DING L P, LUO J, et al. Research progress of photosynthetic mechanisms of super high-grain-yield rice[J]. *Life Science Research*, 2021(5):386-392.
- [35] 林欣颖, 谭祎, 历红波. 稻米镉积累的影响因素与阻控措施[J]. 环境化学, 2020, 39(6):1530-1543. LIN X Y, TAN Y, LI H B. A review on drivers and mitigation strategies for elevated cadmium concentration in rice[J]. *Environmental Chemistry*, 2020, 39(6):1530-1543.
- [36] 黄宇, 廖敏, 叶照金, 等. 两种低镉积累水稻镉含量与土壤镉的剂量-效应关系及调控[J]. 生态与农村环境学报, 2017, 33(8):748-754. HUANG Y, LIAO M, YE Z J, et al. Cd concentrations in two low Cd accumulating varieties of rice and their relationships with soil Cd content and their regulation under field conditions[J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2017, 33(8):748-754.
- [37] HUSSAIN B, ASHARF M N, ABBAS A, et al. Cadmium stress in paddy fields: Effects of soil conditions and remediation strategies[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 754:1-18.
- [38] 叶子飘, 尹建华, 陈先茂, 等. 几个杂交水稻品种蜡熟期剑叶光合特性研究[J]. 浙江农业学报, 2019, 31(3):355-364. YE Z P, YIN J H, CHEN X M, et al. Investigation on photosynthetic characteristics of flag leaves of several hybrid rice cultivars in dough stage[J]. *Acta Agricultural Zhejiangensis*, 2019, 31(3):355-364.
- [39] 胡德勇, 廖健程, 陈哲, 等. 控制灌溉增氧对超级稻生理生化特性及水分利用效率的影响[J]. 排灌机械工程学报, 2020, 38(5):500-505, 516. HU D Y, LIAO J C, CHEN Z, et al. Effects of controlled irrigation and oxygenation on physiological and biochemical characteristics and water use efficiency of super rice[J]. *Journal of Drainage and Irrigation Machinery Engineering*, 2020, 38(5):500-505, 516.

(责任编辑:李丹)