

# 淹水深度对水稻胚芽鞘伸长的影响及其生理机制

刘冬<sup>1</sup> 李君霞<sup>1</sup> 马梦娟<sup>1</sup> 张骐飞<sup>2</sup> 李明<sup>1</sup>  
付景<sup>1</sup> 王越涛<sup>1</sup> 王付华<sup>1</sup> 尹海庆<sup>1</sup> 王亚<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>河南省农业科学院粮食作物研究所, 450002, 河南郑州; <sup>2</sup>方城县气象局, 473200, 河南南阳)

**摘要** 耐低氧萌发种质资源的筛选、利用和生理机制的探究是选育适宜直播水稻新品种的基础。为简便、高效地评价种质资源的耐低氧萌发能力, 在 0.5 (对照)、5.0 和 10.0 cm 淹水深度下, 以胚芽鞘长度为主要筛选指标对 432 份水稻种质资源进行萌发耐淹性鉴定。结果表明, 淹水处理下, 胚芽鞘长度和种子存活率表现出广泛的变异, 且粳稻品种表现出比籼稻品种更长的胚芽鞘。通过胚芽鞘长度和耐淹指数筛选获得 10 份耐低氧萌发能力强的种质资源。其中, 粳稻品种葡萄黄和黄皮糯以及籼稻品种饿死牛和博 B 表现出更强的耐低氧萌发能力, 淹水处理下粳稻品种葡萄黄和黄皮糯的胚芽鞘长度显著高于籼稻品种饿死牛和博 B。生理指标表明, 淹水处理下 4 个品种的脱落酸 (ABA)、赤霉素 3 (GA<sub>3</sub>) 和生长素 (IAA) 含量以及 $\alpha$ -淀粉酶 ( $\alpha$ -AMY) 和乙醇脱氢酶 (ADH) 的活性均显著高于对照处理 (0.5 cm), 且粳稻品种的 $\alpha$ -AMY 活性、GA<sub>3</sub> 和 IAA 含量高于籼稻品种。相关性分析表明, 淹水处理下 4 个品种的 $\alpha$ -AMY 活性、GA<sub>3</sub> 和 IAA 含量与胚芽鞘长度呈正相关 ( $r>0.9$ )。综上, ABA、GA<sub>3</sub>、IAA 和活性氧含量以及 $\alpha$ -AMY 和 ADH 活性会促进淹水下胚芽鞘的伸长, 而 $\alpha$ -AMY 活性、GA<sub>3</sub> 和 IAA 含量在淹水处理下胚芽鞘的伸长中发挥更加重要的作用, 且更高的 $\alpha$ -AMY 活性、GA<sub>3</sub> 和 IAA 含量赋予粳稻品种更强的耐低氧萌发能力。

**关键词** 水稻; 淹水深度; 耐低氧萌发; 胚芽鞘; 种质资源; 生理机制

水稻 (*Oryza sativa*) 是全世界最重要的谷类作物之一, 是全世界一半以上人口的主食, 我国 60% 以上的人口以水稻为主粮<sup>[1]</sup>。水稻产量的持续稳定增长对保障全球粮食安全具有决定性意义<sup>[2-3]</sup>。在过去的农业发展中, 传统的移栽种植在粮食产量的提升和农民收入的增长中发挥了十分重要的作用<sup>[4]</sup>。而随着国内经济的发展以及产业结构的改变, 农村劳动力紧缺, 插秧期间对劳动力的高需求阻碍着传统移栽模式的进行。与传统移栽模式相比, 直播稻整地用水量少, 连续淹水天数少, 对灌溉水利用效率高, 而且便于机械化操作<sup>[5]</sup>。基于此, 随着新品种的育成和栽培技术的进步, 资源和劳动力节约型的直播稻得到了快速的发展<sup>[6-7]</sup>。

出苗率低是水稻直播中面临的一个主要问题。由于土地的不平整或排水后的较强降雨, 导致种子被水淹没时, O<sub>2</sub> 浓度急剧降低, 种子有氧呼吸受到严重抑制, 使得出苗率显著下降<sup>[8]</sup>。因此, 直播栽培方式对种子耐低氧萌发能力的要求较高<sup>[9]</sup>。在淹

水条件下, 选择出苗能力好的耐淹性水稻品种将在直播稻安全生产中起到十分重要的作用。已有研究<sup>[9-10]</sup>表明, 不同水稻品种在淹水萌发时胚芽鞘长度存在着明显的差异, 且在低氧条件下萌发的水稻种子胚芽鞘长度与耐淹成苗率呈极显著正相关。因此, 常采用胚芽鞘长度作为鉴定评价耐淹水萌发特性的重要指标。

水稻种子在低氧状态下, 主要采取 2 种响应策略: “静止”和“伸长”。“静止”策略通过抑制胚芽鞘的生长, 保存能量以维持种子正常生命活动; “伸长”策略则是通过促进胚芽鞘快速伸长, 突破水层, 使萌发种子迅速脱离低氧环境, 以达到有氧环境<sup>[11]</sup>。“静止”策略更加适用于短期淹水且退水快的逆境, “伸长”的耐淹策略则更适合应用于田间生产<sup>[11-12]</sup>。因此, 直播栽培过程中, 选择胚芽鞘伸长能力强且伸长速度快的品种, 并在直播后保持适宜的水面高度, 既可以保证直播稻的齐苗, 又能防止杂草的生长, 减少除草剂对

作者简介: 刘冬, 主要从事作物遗传育种、水稻种质创新及分子生物学研究, E-mail: liudongzh@163.com

王亚为通信作者, 主要从事作物遗传育种研究, E-mail: wangya840212@163.com

基金项目: 河南省重点研发专项 (231111110500); 河南省农业科学院自主创新项目 (2025ZC22); 河南省农业科学院科技创新团队项目 (2025TD16); 河南省农业科学院基础性科研项目 (2025JC04)

收稿日期: 2025-02-15; 修回日期: 2025-04-11; 网络出版日期: 2025-04-24

环境的污染<sup>[13-14]</sup>。国内外学者多采用水层隔绝空气营造低氧环境,以 5 或 10 cm 淹水深度下的胚芽鞘长度为指标进行耐低氧萌发鉴定<sup>[15-17]</sup>。Angaji 等<sup>[15]</sup>通过 10 cm 淹水处理对 800 多份水稻材料进行耐低氧筛选,筛选到 19 份存活率超过 70%的耐低氧水稻材料。陈振挺等<sup>[16]</sup>对 250 份水稻自然变异群体进行淹水试验,结果表明 10%的品种具有胚芽鞘延长能力,筛选到 4 份优异种质资源。前人<sup>[17-18]</sup>研究表明,以 5 cm 水深、萌发 7 d 的胚芽鞘长度作为筛选指标,对 191 份粳稻种质资源进行耐淹性鉴定,筛选到 12 份强萌发水稻种质。

水稻在低氧条件下会发生一系列激素和酶活的变化。缺氧状态下,赤霉素 3 (gibberellic acid-3, GA<sub>3</sub>) 和脱落酸 (abscisic acid, ABA) 的含量会升高,生长素 (indole-3-acetic acid, IAA) 的含量也会增加<sup>[19-20]</sup>。 $\alpha$ -淀粉酶 ( $\alpha$ -amylase,  $\alpha$ -AMY) 的活性与胚芽鞘的伸长之间存在正相关性,影响胚芽鞘的生长速度<sup>[21]</sup>。钱海丰等<sup>[21]</sup>研究表明,缺氧状态下,GA<sub>3</sub> 会大量合成,从而促进 $\alpha$ -AMY 的合成,促使淀粉水解,进而促进种子的萌发。在种子的萌发过程中,活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 主要通过促进种子合成水解酶从而刺激种子的萌发<sup>[22-23]</sup>。在低氧条件下,种子在淹水初期会诱使乙醇脱氢酶基因表达,耐淹品种表现出较高的乙醇脱氢酶 (alcohol dehydrogenase, ADH) 活性<sup>[24]</sup>。

综上所述,前人对水稻耐低氧萌发种质的筛选以及耐低氧萌发品种的生理特性做了大量研究,但影响水稻耐低氧萌发能力以及导致籼稻和粳稻耐低氧萌发能力差异的关键生理指标还不明确。为初步探究这一关键问题,本研究采用 5.0 和 10.0 cm 淹水条件,首先以胚芽鞘长度为主要指标鉴定和筛选耐低氧萌发种质资源,然后进一步测定耐低氧萌发材料相关酶活性和内源激素含量,探究耐低氧萌发种质间以及籼粳稻间耐低氧能力差异的关键生理指标,为培育耐淹萌发能力强的水稻新品种提供重要理论依据和参考。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 试验材料

供试材料为收集的来自世界各地的 213 份粳稻和 219 份籼稻,共 432 份水稻种质资源。为打破种子休眠,减少种子休眠带来的影响,所有供试材料

均置于 50 °C 下处理 72 h。

### 1.2 试验方法

每个供试材料挑选健康、饱满和均一的种子 100 粒,3 次重复,在 75%的酒精中消毒 5 min,再用 2% NaClO 溶液灭菌 15 min,最后用纯水冲洗 5 次。将供试材料分别放于铺有双层滤纸的培养皿 (直径 9 cm) 中浸种 48 h,每个重复挑选 25 粒露白的种子放于 50 mL 离心管中 (直径 2.7 cm,高度 11.5 cm),设置 0.5、5.0 和 10.0 cm 3 个淹水深度,其中 0.5 cm 为对照处理 (CK)。分别向离心管中注入纯水至 0.5、5.0 和 10.0 cm,每天注水以保持相应淹水处理高度不变。在 26±2 °C、相对湿度 75%左右的培养箱中,黑暗培养 7 d。统计种子存活率 (胚芽鞘继续伸长的种子数量占全部种子数量的比率),随机取 10 粒种子测量胚芽鞘长度,并计算耐淹指数 (淹水处理下胚芽鞘长度与对照处理下胚芽鞘长度的差值/CK 处理下胚芽鞘长度)。

### 1.3 测定指标与方法

黑暗培养 7 d 后,取胚芽鞘鲜样,采用源桔生物的 ELISA 试剂盒 (中国,上海; <https://www.yuanjubio.com/>) 依操作说明书分别测定 ABA、GA<sub>3</sub> 和 IAA 含量,以及 $\alpha$ -AMY、ADH 活性和 ROS 含量。

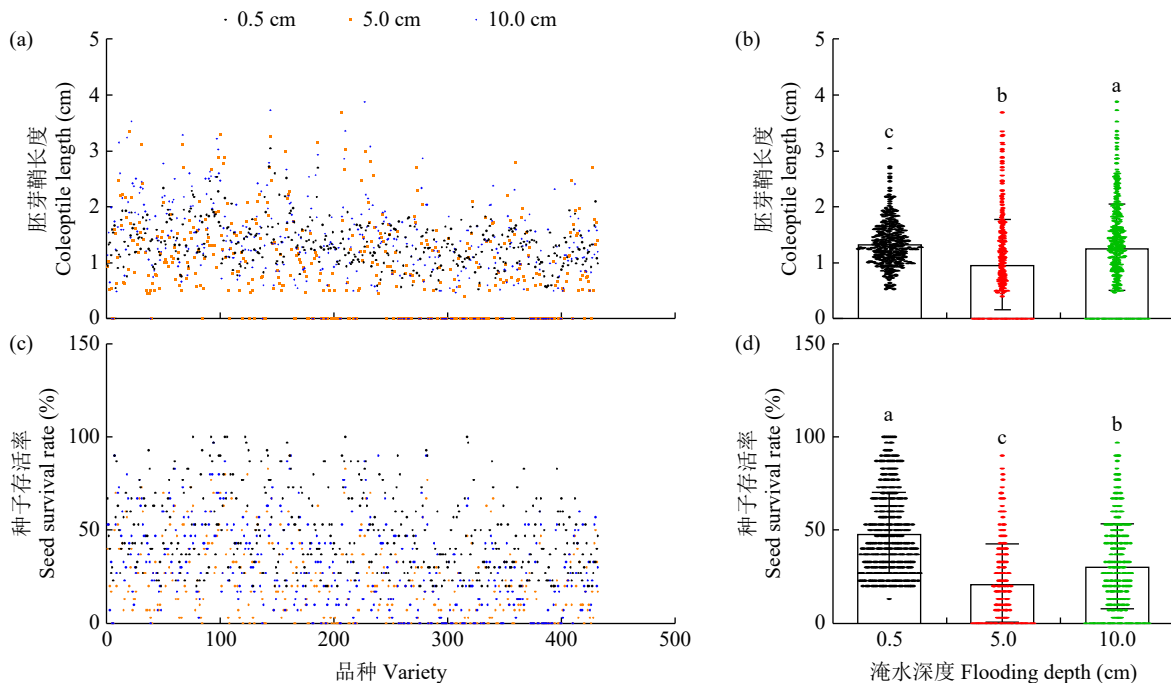
### 1.4 数据处理

使用 Microsoft Excel 2021 软件进行数据处理,使用 SPSS 26.0 进行检验方差分析和多重比较。使用 GraphPad Prism 8.3.0 作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 耐低氧萌发种质资源筛选

5.0 和 10.0 cm 淹水处理下,种子存活率和胚芽鞘长度呈极显著正相关 ( $r=0.75$ ,  $P<0.0001$ )。因此,本研究以萌发 7 d 的胚芽鞘长度为主要指标对 432 份水稻种质资源进行耐低氧萌发筛选,结果见网络增强出版附加材料附表 1。0.5、5.0 和 10.0 cm 淹水处理下,种子存活率的变异系数分别为 44.88%、97.93%和 74.83%,胚芽鞘长度分别为 28.65%、63.99%和 46.28% (图 1 和表 1)。在 0.5 cm 处理下,种子存活率的变幅为 13.33%~100.00%,胚芽鞘长度的变幅为 0.55~1.93 cm; 在 5.0 cm 淹水处理下,种子存活率的变幅为 0.00%~90.00%,胚芽鞘长度的变幅为 0.00~3.35 cm; 在 10.0 cm 淹水



(a)~(b) 不同淹水深度下水稻种质资源的胚芽鞘长度；(c)~(d) 不同淹水深度下水稻种质资源的存活率。不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。

(a)~(b) The coleoptile length of rice germplasm resources under different water depths; (c)~(d) The survival rate of rice germplasm resources under different flooding depths. Different lowercase letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ). The same below.

图 1 不同淹水深度下水稻种质资源耐淹指标

Fig.1 Submergence tolerance index of rice germplasm resources under different flooding depths

表 1 不同淹水处理下水稻种子存活率和胚芽鞘长度的均值和变异系数

Table 1 Means and coefficients of variation of seed survival rate and coleoptile length in rice under different flooding depths

淹水深度 Flooding depth (cm)	种子存活率 Seed survival rate (%)				胚芽鞘长度 Coleoptile length (cm)			
	变幅 Range	平均值 Mean	中位数 Median	变异系数 CV (%)	变幅 Range	平均值 Mean	中位数 Median	变异系数 CV (%)
0.5	13.33~100.00	48.40	43.33	44.88	0.55~1.93	1.37	1.30	28.65
5.0	0.00~90.00	21.49	17.67	97.93	0.00~3.35	1.26	0.85	63.99
10.0	0.00~96.67	31.57	27.67	74.83	0.00~3.53	1.66	1.28	46.28

处理下，种子存活率的变幅为 0.00%~96.67%，胚芽鞘长度的变幅为 0.00~3.53 cm。以上结果表明，432 份水稻种质资源的种子存活率和胚芽鞘长度均表现出广泛的变异，在耐低氧萌发性上具有广泛的遗传多样性，且淹水处理会增大品种间种子存活率和胚芽鞘长度的变异。

根据各材料在淹水处理下的生长状态、种子存活率和胚芽鞘长度，筛选出 10 个耐低氧萌发的材料，其中粳稻 5 份（葡萄黄、76-1、农垦 58、黄皮糯和辽粳 287），籼稻 5 份（须谷糯、金枝糯、饿死牛、闷加丁 2 和博 B）（表 2）。筛选出的 10 个耐低氧萌发材料表现出较强的耐低氧萌发能力，可作为亲本材料进行萌发耐低氧新品种的培育。其中粳稻品种葡萄黄和黄皮糯，籼稻品种饿死牛和博 B 在耐低氧萌发中表现更好，10.0 cm 淹水处理下胚

芽鞘长度分别为 2.90、3.25、2.73 和 2.31 cm，耐淹指数分别为 1.13、1.24、0.86 和 0.69（表 2）。

## 2.2 耐低氧萌发材料的表型分析

通过对 432 份种质资源进行筛选鉴定，粳稻品种葡萄黄和黄皮糯，籼稻品种饿死牛和博 B 在淹水胁迫下表现出较强的耐低氧萌发能力，为了验证该表型，进一步对 4 个品种进行耐低氧鉴定。对照（0.5 cm）处理下，4 个材料的胚芽鞘长度无显著差异，5.0 和 10.0 cm 的淹水处理下，4 个材料的胚芽鞘长度都显著高于对照处理，且 10.0 cm 的淹水处理显著高于 5.0 cm 淹水处理（图 2）。进一步分析发现，4 个材料的胚芽鞘长度在对照处理下无显著差异，而在 5.0 和 10.0 cm 的淹水处理下葡萄黄和黄皮糯的胚芽鞘长度显著高于饿死牛和博 B，特别是在 10.0 cm 淹水处理下胚芽鞘长度表

表 2 前 10 份耐低氧萌发能力强的种质资源  
Table 2 Top ten germplasm resources with high germinability under submerged condition

编号 Number	品种 Variety	淹水深度 Flooding depth (cm)	胚芽鞘长度 Coleoptile length (cm)	耐淹指数 Waterlogging tolerance index	编号 Number	品种 Variety	淹水深度 Flooding depth (cm)	胚芽鞘长度 Coleoptile length (cm)	耐淹指数 Waterlogging tolerance index
1	须谷糯	0.5	1.55	0.24	6	葡萄黄	0.5	1.36	0.64
		5.0	1.92				5.0	2.23	
		10.0	2.23				10.0	2.90	
2	金枝糯	0.5	1.97	0.11	7	Jan-76	0.5	1.87	0.14
		5.0	2.18				5.0	2.14	
		10.0	2.58				10.0	2.72	
3	饿死牛	0.5	1.47	0.13	8	农垦 58	0.5	1.89	0.07
		5.0	1.66				5.0	2.03	
		10.0	2.73				10.0	2.59	
4	闷加丁 2	0.5	1.80	0.86	9	黄皮糯	0.5	1.45	1.04
		5.0	2.37				5.0	2.96	
		10.0	2.56				10.0	3.25	
5	博 B	0.5	1.37	0.12	10	辽粳 287	0.5	3.03	0.22
		5.0	1.54				5.0	3.69	
		10.0	2.31				10.0	4.36	

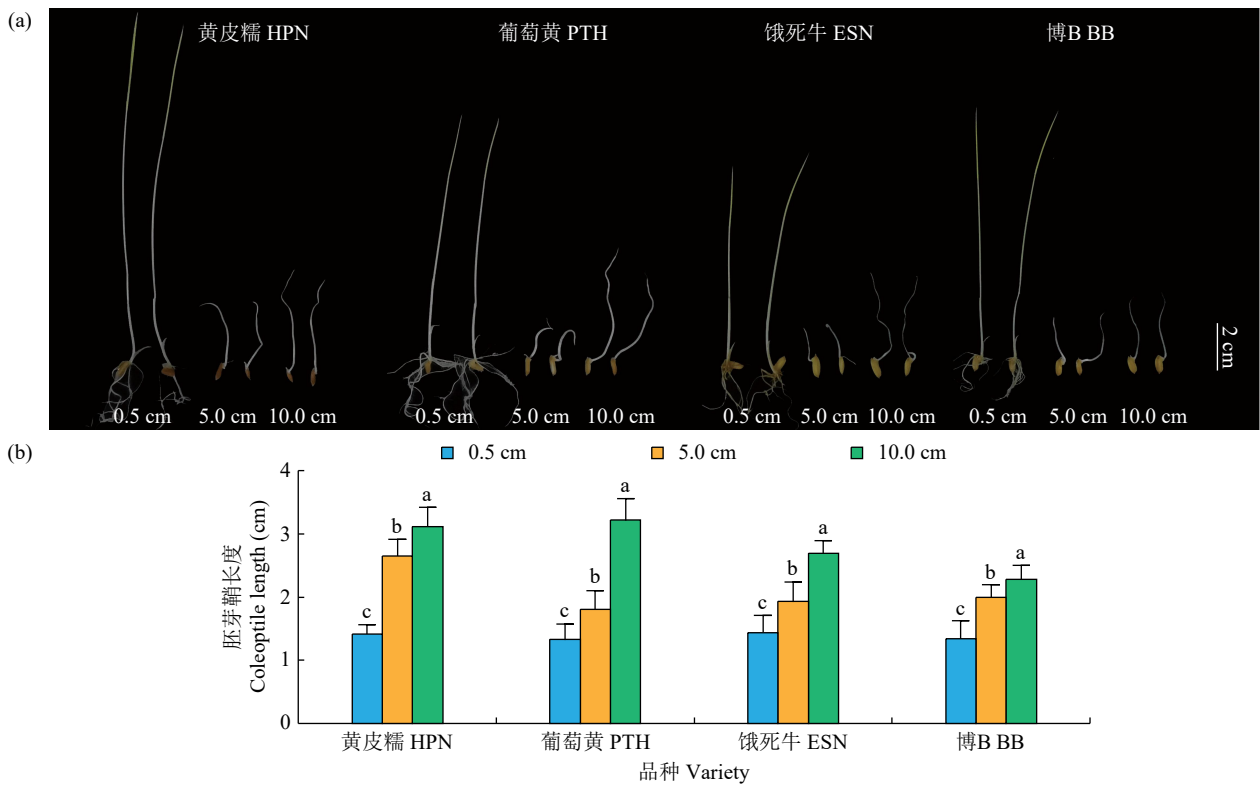


图 2 黄皮糯、葡萄黄、饿死牛和博 B 耐低氧萌发表现

Fig.2 Germinability of Huangpinuo (HPN), Putaohuang (PTH), Esiniu (ESN) and BoB (BB) under submerged condition

现出更显著的差异 (表 3)。以上结果表明, 粳稻品种比籼稻品种表现出更强的耐低氧萌发能力。

### 2.3 低氧胁迫下耐低氧萌发材料的酶活性变化

在 5.0 cm 淹水处理下, 葡萄黄的 ADH 活性, 黄皮糯的  $\alpha$ -AMY 和 ADH 活性, 饿死牛的  $\alpha$ -AMY、ADH 活性和 ROS 含量, 博 B 的 ADH 活性显著高

于 0.5 cm 处理; 而葡萄黄的  $\alpha$ -AMY 活性和 ROS 含量, 黄皮糯的 ROS 含量, 博 B 的  $\alpha$ -AMY 活性和 ROS 含量与 0.5 cm 处理无显著差异 (图 3)。在 10.0 cm 淹水处理下, 除葡萄黄的 ROS 含量与 0.5 cm 处理无显著差异外, 4 个品种的  $\alpha$ -AMY 和 ADH 活性都显著高于 0.5 cm 处理 (图 3)。在 0.5、

表 3 淹水条件下 4 个品种的平均胚芽鞘长度  
Table 3 Average coleoptile length of four varieties under submerged condition

淹水深度 Flooding depth (cm)	品种 Variety	最小值 Min. (cm)	最大值 Max. (cm)	平均值 Mean (cm)	标准差 SD	变异系数 CV (%)
0.5	饿死牛	1.42	1.52	1.42gh	0.24	0.16
	博 B	1.34	1.44	1.35ij	0.25	0.19
	黄皮糯	1.38	1.58	1.44hi	0.11	0.08
	葡萄黄	1.36	1.43	1.38j	0.21	0.16
5.0	饿死牛	1.89	2.16	1.92ef	0.28	0.14
	博 B	1.96	2.23	2.13de	0.16	0.08
	黄皮糯	2.59	2.82	2.70bc	0.23	0.09
	葡萄黄	1.80	1.93	1.84fg	0.27	0.15
10.0	饿死牛	2.64	2.87	2.83b	0.16	0.06
	博 B	2.43	2.43	2.34cd	0.19	0.08
	黄皮糯	3.15	3.31	3.12a	0.27	0.09
	葡萄黄	3.24	3.41	3.30a	0.30	0.09

不同小写字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )，下同。  
Different lowercase letters indicate significant difference ( $P < 0.05$ ), the same below.

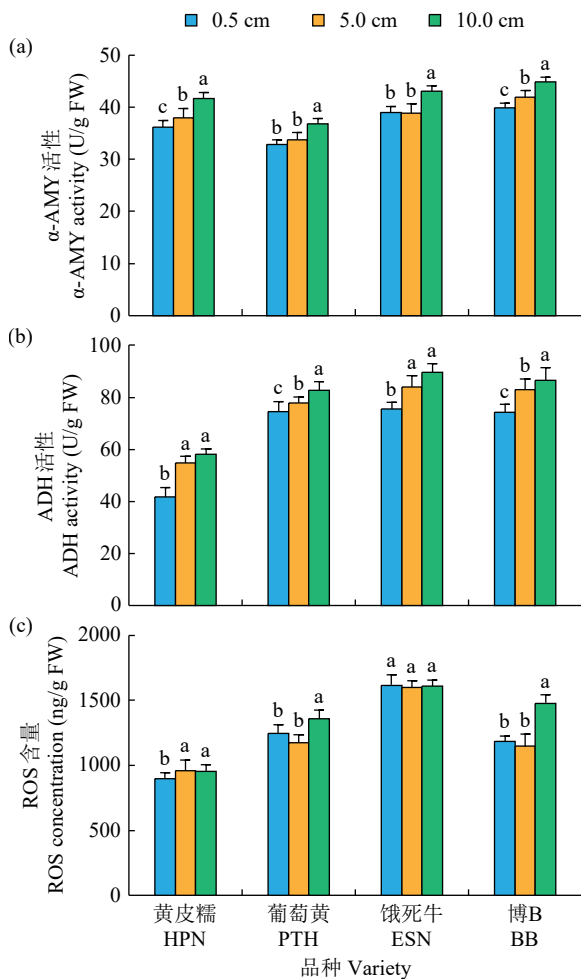


图 3 不同淹水深度下耐低氧萌发材料酶活性和活性氧分析

Fig.3 Analysis of enzyme activity and ROS of hypoxia-tolerant germination materials under different flooding depths

5.0 和 10.0 cm 淹水处理下，粳稻品种的 $\alpha$ -AMY、ADH 活性和 ROS 含量都显著高于籼稻品种（表 4）。以上结果表明， $\alpha$ -AMY、ADH 活性和 ROS 含量在水稻耐低氧萌发中发挥重要作用，也是导致籼、粳稻耐低氧萌发能力差异的重要指标。

表 4 不同淹水深度下籼、粳稻相关酶活性和活性氧特征  
Table 4 Characteristics of *indica* and *japonica* rice-related enzyme activity and ROS under different flooding depths

淹水深度 Flooding depth (cm)	水稻 Rice	项目 Item	$\alpha$ -AMY (U/g FW)	ADH (U/g FW)	ROS (ng/g FW)
0.5	籼稻	最大值	37.60	77.57	1322.95
		最小值	32.91	39.82	876.41
		平均值	34.89c	58.90d	1087.69d
		标准差	2.88	16.64	177.10
		变异系数 (%)	0.08	0.28	0.16
	粳稻	最大值	40.69	78.22	1692.42
		最小值	38.97	73.12	1179.65
		平均值	39.88b	75.58c	1415.90bc
		标准差	0.68	1.83	220.10
		变异系数 (%)	0.02	0.02	0.16
5.0	籼稻	最大值	39.68	80.03	1239.08
		最小值	33.31	53.46	920.04
		平均值	36.23c	67.09d	1084.94cd
		标准差	2.34	11.70	117.09
		变异系数 (%)	0.06	0.17	0.11
	粳稻	最大值	43.26	87.77	1646.52
		最小值	37.77	80.85	1100.81
		平均值	40.85b	84.31b	1388.54b
		标准差	1.78	2.88	231.78
		变异系数 (%)	0.04	0.03	0.17
10.0	籼稻	最大值	42.97	85.20	1427.78
		最小值	36.71	57.43	945.54
		平均值	39.67bc	71.23c	1171.51bc
		标准差	2.47	12.42	204.58
		变异系数 (%)	0.06	0.17	0.17
	粳稻	最大值	45.70	92.38	1652.19
		最小值	42.65	83.41	1446.48
		平均值	44.37a	88.82a	1560.67a
		标准差	1.06	3.12	73.84
		变异系数 (%)	0.02	0.04	0.05

#### 2.4 低氧胁迫下耐低氧萌发材料内源激素含量的变化

在 5.0 cm 淹水处理下，葡萄黄的  $GA_3$ 、ABA 和 IAA 含量，黄皮糯的  $GA_3$  和 IAA 含量，饿死牛的  $GA_3$  和 IAA 含量，博 B 的 IAA 含量显著高于 0.5 cm 处理；而黄皮糯的 ABA 含量，饿死牛的 ABA 含量，博 B 的  $GA_3$  和 ABA 含量与 0.5 cm 处理无显著差异（图 4）。在 10.0 cm 淹水处理下，

4 个品种的 GA<sub>3</sub>、ABA 和 IAA 含量都显著高于 0.5 cm 处理（图 4）。不同淹水条件下粳稻和籼稻间内源激素差异分析表明，在 0.5、5.0 和 10.0 cm 淹水处理下，粳稻品种的 GA<sub>3</sub>、IAA 和 ABA 含量均显著高于籼稻品种（表 5）。以上结果表明，GA<sub>3</sub>、IAA 和 ABA 含量在水稻耐低氧萌发以及粳稻耐低氧萌发能力差异中同样发挥重要作用。

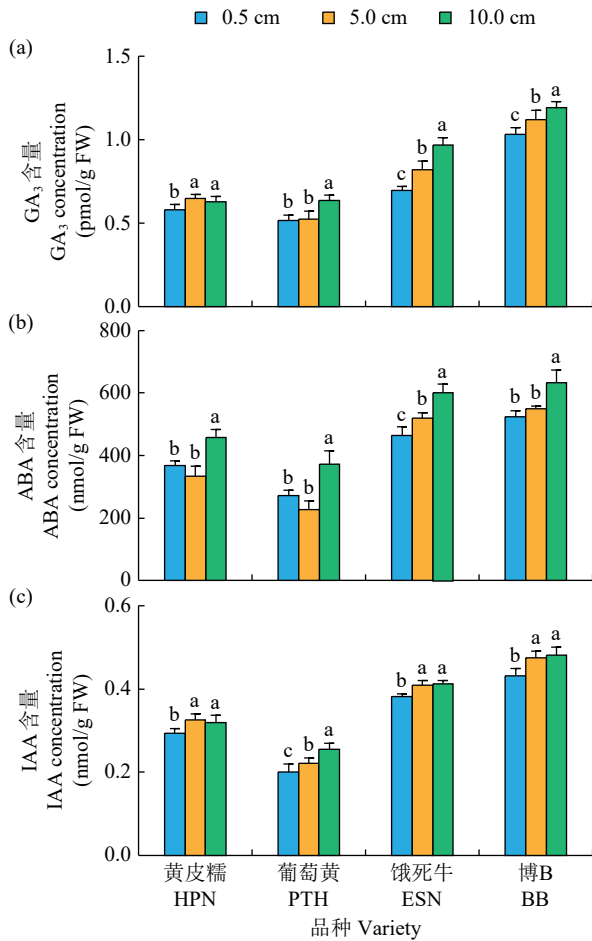


图 4 不同淹水深度下耐低氧萌发材料内源激素特征  
Fig.4 Endogenous auxin characteristics of hypoxia-tolerant germination materials under different flooding depths

2.5 低氧胁迫下耐低氧萌发指标间相关性分析

在 5.0 cm 淹水处理下，ADH 与 ABA、GA<sub>3</sub>、IAA、ROS、 $\alpha$ -AMY，ABA 与 IAA、ROS、 $\alpha$ -AMY，GA<sub>3</sub> 与 IAA、 $\alpha$ -AMY，IAA 与  $\alpha$ -AMY 有较好的正相关性 ( $r > 0.6$ )；在 10.0 cm 淹水处理下，ADH 与 GA<sub>3</sub>、IAA、ROS，ABA 与 ROS，GA<sub>3</sub> 与 IAA、ROS、 $\alpha$ -AMY，IAA 与 ROS、 $\alpha$ -AMY 呈正相关 ( $r > 0.6$ )（表 6）。而在 5.0 和 10.0 cm 淹水处理下，胚芽鞘长度与  $\alpha$ -AMY、GA<sub>3</sub>、IAA 呈正相关 ( $r > 0.9$ )。综上， $\alpha$ -AMY 活性、GA<sub>3</sub> 和 IAA 含

表 5 不同淹水深度下籼粳稻相关激素含量特征  
Table 5 Characteristics of *indica-japonica* rice-related hormone content under different flooding depths

淹水深度 Flooding depth (cm)	水稻 Rice	项目 Item	GA <sub>3</sub> (pmol/g FW)	ABA (nmol/g FW)	IAA (nmol/g FW)
0.5	籼稻	最大值	0.62	379.86	0.31
		最小值	0.50	266.61	0.19
		平均值	0.56e	326.34de	0.25d
		标准差	17.32	48.93	0.05
		变异系数	31.02	0.15	0.19
	粳稻	最大值	1.07	545.33	0.45
		最小值	0.69	444.07	0.38
		平均值	0.88	500.21	0.41
		标准差	0.17c	34.15c	0.026b
		变异系数	0.19	0.07	0.06
5.0	籼稻	最大值	0.67	356.41	0.34
		最小值	0.50	216.52	0.22
		平均值	0.60d	286.82e	0.28c
		标准差	0.06	57.86	0.05
		变异系数	0.11	0.20	0.19
	粳稻	最大值	1.18	557.85	0.49
		最小值	0.79	510.69	0.41
		平均值	0.98b	540.30b	0.45a
		标准差	0.15	17.32	0.03
		变异系数	0.16	0.03	0.08
10.0	籼稻	最大值	0.67	482.44	0.34
		最小值	0.62	344.42	0.25
		平均值	0.64d	420.80d	0.29c
		标准差	0.02	48.60	0.03
		变异系数	0.03	0.12	0.12
	粳稻	最大值	1.23	668.43	0.50
		最小值	0.94	595.42	0.41
		平均值	1.09a	624.95a	0.45a
		标准差	0.12	27.50	0.04
		变异系数	0.11	0.04	0.08

量在水稻耐低氧萌发中发挥更加重要的作用，同时也是导致粳稻和籼稻耐低氧萌发能力差异的主要因素。

3 讨论

水稻直播是一种轻简、高效、节水和省工的栽培方式，但由于田间的不良淹水导致 O<sub>2</sub> 浓度过低，使出苗率急剧下降，严重影响直播稻的发展<sup>[6-7]</sup>。研究<sup>[2,25]</sup>表明，种子萌发所需的 O<sub>2</sub> 浓度低于 10% 时，种子出苗率会显著降低。因此，选择耐低氧萌发能力强的水稻品种是解决这一问题的关键措施。研究<sup>[9-10]</sup>表明，在淹水萌发时，水稻品种间胚芽鞘长度存在着明显的差异，可将胚芽鞘长度作为耐淹

表 6 不同淹水处理下生理指标间及与胚芽鞘长度间的相关性分析  
Table 6 Correlation analysis between physiological indexes and coleoptile length under different flooding depths

指标 Index	淹水深度 Flooding depth (cm)	胚芽鞘长度 Coleoptile length		$\alpha$ -AMY 活性 $\alpha$ -AMY activity		ADH 活性 ADH activity		ROS 含量 ROS content		GA <sub>3</sub> 含量 GA <sub>3</sub> content		ABA 含量 ABA content		IAA 含量 IAA content	
		5.0 cm	10.0 cm	5.0 cm	10.0 cm	5.0 cm	10.0 cm	5.0 cm	10.0 cm	5.0 cm	10.0 cm	5.0 cm	10.0 cm	5.0 cm	10.0 cm
胚芽鞘长度 Coleoptile length	5.0	1.00		0.61		0.32		-0.54		0.69		-0.24		0.59	
	10.0		1.00	0.93		0.37		0.42		0.79		0.46		0.84	
$\alpha$ -AMY 活性 $\alpha$ -AMY activity	5.0	0.61		1.00		0.68		0.09		0.99		0.60		0.99	
	10.0		0.93	1.00		0.57		0.57		0.94		0.28		0.97	
ADH 活性 ADH activity	5.0	0.32		0.68		1.00		0.62		0.71		0.66		0.68	
	10.0		0.37	0.57		1.00		0.99		0.80		0.51		0.74	
ROS 含量 ROS content	5.0	-0.54		0.09		0.62		1.00		0.06		0.78		0.11	
	10.0		0.42	0.57		0.99		1.00		0.79		0.61		0.73	
GA <sub>3</sub> 含量 GA <sub>3</sub> content	5.0	0.69		0.99		0.71		0.06		1.00		0.53		0.99	
	10.0		0.79	0.94		0.80		0.79		1.00		0.32		0.99	
ABA 含量 ABA content	5.0	-0.24		0.60		0.66		0.78		0.52		1.00		0.62	
	10.0		0.46	0.28		0.51		0.61		0.32		1.00		0.31	
IAA 含量 IAA content	5.0	0.59		0.99		0.68		0.11		0.99		0.62		1.00	
	10.0		0.84	0.97		0.74		0.73		0.99		0.31		1.00	

水萌发的指标。Sun 等<sup>[26]</sup>以 10 cm 水深处理的胚芽鞘长度为指标进行萌发耐淹性鉴定,在梗型杂草稻中克隆了决定低氧下强萌发的关键基因 *OsGF14h*。王洋等<sup>[27]</sup>以 5 cm 水深下的胚芽鞘长度为指标进行耐低氧萌发测定,在 2 个水稻定位群体中检测到 8 个耐缺氧能力的 QTL。综上,5 或 10 cm 淹水深度可作为筛选水稻耐低氧萌发的处理条件,胚芽鞘长度可作为耐淹水萌发的指标。本研究通过 0.5 (CK)、5.0 和 10.0 cm 淹水处理,以胚芽鞘长度和种子存活率为耐淹指标,对 432 份水稻种质资源进行低氧萌发筛选。种子耐低氧萌发在品种间存在着差异<sup>[10,16,28]</sup>。淹水处理下,432 份水稻种质资源的胚芽鞘长度和种子存活率表现出广泛的变异,与前人<sup>[28]</sup>研究结果一致。本研究中,淹水处理下,胚芽鞘长度与种子存活率有极显著正相关关系。经鉴定和筛选得到 10 个在低氧条件下萌发状况良好的水稻品种,这些资源可作为亲本材料用来选育耐低氧萌发的水稻品种。综上所述,本研究以 5.0 和 10.0 cm 淹水处理下胚芽鞘长度作为耐淹水萌发的指标所筛选出的耐淹水种质材料是可靠的。

淹水胁迫下,GA<sub>3</sub>、 $\alpha$ -AMY 和 IAA 协同促进胚芽鞘细胞伸长,使胚芽鞘快速生长,从而帮助水稻幼苗尽快突破水面。在水稻种子萌发过程中, $\alpha$ -AMY 是催化淀粉水解的关键酶。当水稻种子处于淹水缺氧环境时, $\alpha$ -AMY 活性增强,加速分解胚乳中的淀粉,为种子萌发和幼苗生长提供能量和

碳源,保证水稻在淹水条件下有足够的营养物质来支持其生命活动,从而提高水稻的耐淹萌发能力<sup>[21]</sup>。IAA 对水稻种子的萌发和幼苗生长具有重要的调节作用。在淹水条件下,IAA 通过调节细胞壁松弛相关基因的表达,使细胞壁松弛,细胞更容易吸水膨胀,进而促进细胞伸长,最终导致胚芽鞘伸长<sup>[19]</sup>。GA<sub>3</sub> 能打破水稻种子的休眠,促进胚的生长和发育,加速种子萌发。在淹水条件下,GA<sub>3</sub> 可通过提高 $\alpha$ -AMY 等水解酶的活性,同时通过降解 DELLA 蛋白促进 IAA 合成,从而提高水稻种子在淹水逆境下的萌发率<sup>[19-20]</sup>。本研究中,耐低氧萌发品种的 $\alpha$ -AMY 活性、GA<sub>3</sub> 和 IAA 含量在 5.0 和 10.0 cm 淹水处理下都有较好的相关性 ( $r > 0.9$ ),且 5.0 和 10.0 cm 淹水处理下 $\alpha$ -AMY 活性、GA<sub>3</sub> 和 IAA 含量均显著提高。综上所述,GA<sub>3</sub> 作为打破种子缺氧休眠的启动信号,同时协同调节 $\alpha$ -AMY 活性和 IAA 含量,与 $\alpha$ -AMY 活性和 IAA 含量共同在淹水处理下水稻的萌发中发挥更加重要的作用。

研究<sup>[12,29-31]</sup>表明,籼、粳萌发耐淹性存在差异,粳稻可能具有更强的耐低氧萌发能力。侯名语等<sup>[29]</sup>通过对 359 份水稻品种的耐低氧萌发能力进行评价,发现籼稻和粳稻在耐低氧萌发能力方面存在差异,粳稻耐低氧萌发能力优于籼稻。本研究中,在淹水处理下,粳稻品种的胚芽鞘长度、相关酶活和激素含量不同程度高于籼稻品种,尤其是 $\alpha$ -AMY 活性、GA<sub>3</sub> 和 IAA 含量。因此,更高的

GA<sub>3</sub> 含量、 $\alpha$ -AMY 活性和 IAA 含量赋予粳稻更强的耐低氧萌发能力。综上所述, GA<sub>3</sub> 含量、 $\alpha$ -AMY 活性和 IAA 含量是筛选耐低氧萌发种质的主要生理指标,也可能是影响粳稻和籼稻耐低氧萌发能力差异的主要因素。本研究结果为进一步挖掘耐低氧萌发基因、培育耐低氧萌发水稻新品种和优良直播稻品种提供了重要的亲本资源和生理依据。虽然本研究在前人的研究基础上初步筛选出 GA<sub>3</sub> 含量、 $\alpha$ -AMY 活性和 IAA 含量是影响水稻耐低氧萌发能力的主要原因,但仍需以下试验进一步验证和解析: (1) 通过同时测定更多耐低氧萌发能力强和耐低氧萌发能力弱的粳稻和籼稻中激素含量和酶活性,更全面地探究其生理机制; (2) 设置更多的淹水梯度,更深入、全面地探究水稻耐低氧萌发的生理规律和机理; (3) 结合体外添加试验,进一步分析各激素对水稻耐低氧萌发的影响; (4) 联合转录组和代谢组等多组学分析,明确水稻耐低氧萌发的关键调控通路和代谢途径; (5) 运用 GWAS 挖掘各指标的关键调控基因,解析其在水稻耐低氧萌发中的作用机制。

## 4 结论

从 432 份种质资源中筛选获得 10 份耐低氧萌发能力强的种质资源,其中粳稻品种葡萄黄和黄皮糯、籼稻品种饿死牛和博 B 表现出更强的耐低氧萌发能力。相对于 ABA、ROS 含量和 ADH 活性, $\alpha$ -AMY 活性、GA<sub>3</sub> 和 IAA 含量在淹水处理下水稻的耐低氧萌发中发挥更加重要的作用,其也可能是影响粳稻和籼稻耐低氧萌发能力差异的主要因素。

### 参考文献

- [1] 刘贵富, 陈明江, 李明, 等. 水稻育种行业创新进展. 植物遗传资源学报, 2018, 19(3): 416-429.
- [2] Mahajan G, Chauhan B S. Performance of dry direct-seeded rice in response to genotype and seeding rate. *Agronomy Journal*, 2016, 108: 257-265.
- [3] 张平, 姜一梅, 曹鹏辉, 等. 通过分子标记辅助选择将耐储藏主效 QTL qSS-9<sup>Kas</sup> 转入宁粳 4 号提高其种子贮藏能力. 作物学报, 2019, 45(3): 335-343.
- [4] Peng S B, Tang Q Y, Zou Y B. Current status and challenges of rice production in China. *Plant Production Science*, 2009, 12: 3-8.
- [5] Ghosh D, Singh U P, Brahmachari K, et al. An integrated approach to weed management practices in direct-seeded rice under zero-tilled rice-wheat cropping system. *International Journal of Pest Management*, 2017, 63: 37-46.
- [6] Tao Y, Chen Q, Peng S B, et al. Lower global warming potential and higher yield of wet direct-seeded rice in central China. *Agronomy for Sustainable Development*, 2016, 36(2): 24-32.
- [7] 王慧. 水稻直播技术特点及发展现状. 农业科技与装备, 2017(1): 72-73.
- [8] 姜心禄, 杨永波, 付明全, 等. 不同直播方式下种子处理方式对直播稻出苗和产量的影响. 中国稻米, 2017, 23(4): 111-114.
- [9] 孙凯, 李冬秀, 杨靖, 等. 水稻耐淹成苗率相关性状全基因组的关联分析. 中国农业科学, 2019, 52(3): 385-398.
- [10] 刘利成, 李小湘, 黎用朝, 等. 水稻种子耐低氧萌发全基因组关联分析. 植物遗传资源学报, 2021, 22(6): 1644-1650.
- [11] Colmer T D, Armstrong W, Greenway H, et al. Physiological mechanisms of flooding tolerance in rice: transient complete submergence and prolonged standing water. *Progress in Botany*, 2014, 75: 255-307.
- [12] Ma M Q, Cen W J, Li R B, et al. The molecular regulatory pathways and metabolic adaptation in the seed germination and early seedling growth of rice in response to low O<sub>2</sub> stress. *Plants*, 2020, 9(10): 1363-1376.
- [13] Chahal P S, Jhala A. Herbicide programs for control of glyphosate resistant volunteer corn in glufosinate-resistant soybean. *Weed Technology*, 2015, 29(3): 431-443.
- [14] Zhang G C, Liu Z M, Liu Y H, et al. iTRAQ-based proteomics investigation of critical response proteins in embryo and coleoptile during rice anaerobic germination. *Rice Science*, 2021, 28(4): 391-401.
- [15] Angaji S A, Septiningsih E M, Mackill D J, et al. QTLs associated with tolerance of flooding during germination in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, 2010, 172: 159-168.
- [16] 陈振挺, 冯芳君, 严明, 等. 水稻自然变异群体淹水发芽相关特性鉴定. 上海农业学报, 2020, 36(5): 1-6.
- [17] 孙志广, 王宝祥, 周振玲, 等. 水稻萌发耐淹性种质资源筛选及 QTL 定位. 作物学报, 2021, 47(1): 61-70.
- [18] He Y Q, Sun S, Zhao J, et al. UDP-glucosyltransferase OsUGT75A promotes submergence tolerance during rice seed germination. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 2296.
- [19] He Y Q, Zhao J, Wang Z F. Rice seed germination priming by salicylic acid and the emerging role of phytohormones in anaerobic germination. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2024, 66(8): 1537-1539.
- [20] Wang Y F, Hou Y X, Qiu J H, et al. Abscisic acid promotes jasmonic acid biosynthesis via a 'SAPK10-bZIP72-AOC' pathway to synergistically inhibit seed germination in rice (*Oryza sativa*). *New Phytologist*, 2020, 228(4): 1336-1353.
- [21] 钱海丰, 赵晓娟, 赵心爱.  $\alpha$ -淀粉酶基因表达的调控. 西北农业学报, 2003, 12(4): 87-90, 123.
- [22] Bailly C. Active oxygen species and antioxidants in seed biology. *Seed Science Research*, 2004, 14(2): 93-107.
- [23] Kumar S P J, Rajendra P S, Banerjee R, et al. Seed birth to death: Dual functions of reactive oxygen species in seed physiology. *Annals of Botany*, 2015, 116(4): 663-668.
- [24] Nakazono M, Tsuji H, Li Y, et al. Expression of a gene encoding mitochondrial aldehyde dehydrogenase in rice increases under submerged conditions. *Plant Physiology*, 2000, 124: 587-598.
- [25] 朱鹤健. 土壤地理学. 北京: 高等教育出版社, 1992.
- [26] Sun J, Zhang G C, Cui Z B, et al. Regain flood adaptation in rice through a 14-3-3 protein OsGF14h. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 5664.
- [27] 王洋, 郭媛, 洪德林. 水稻幼苗耐缺氧能力的 QTL 分析. 中国水稻科学, 2010, 24(1): 18-24.
- [28] Septiningsih E M, Ignacio J I, Sendon P D, et al. QTL mapping

- and confirmation for tolerance of anaerobic conditions during germination derived from the rice landrace Ma-Zhan Red. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126: 1357-1366.
- [29] 侯名语, 江玲, 王春明, 等. 水稻种子低氧发芽力的QTL定位和上位性分析. *中国水稻科学*, 2004, 18(6): 483-488.
- [30] 王洋, 王盈盈, 洪德林. 太湖流域水稻种子活力和耐缺氧能力遗传变异研究. *南京农业大学学报*, 2009, 32(3): 1-7.
- [31] Bailey-Serres J, Voesenek L A C J. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 313-339.

## Effects of Flooding Depth on Coleoptile Growth in Rice and the Underlying Physiological Mechanisms

Liu Dong<sup>1</sup>, Li Junxia<sup>1</sup>, Ma Mengjuan<sup>1</sup>, Zhang Qifei<sup>2</sup>, Li Ming<sup>1</sup>, Fu Jing<sup>1</sup>,  
Wang Yuetao<sup>1</sup>, Wang Fuhua<sup>1</sup>, Yin Haiqing<sup>1</sup>, Wang Ya<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Cereal Crops Research Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, Henan, China;

<sup>2</sup>Fangcheng Meteorological Service, Nanyang 473200, Henan, China)

**Abstract** The screening, utilization, and investigation of the physiological mechanisms underlying anaerobic germination tolerance germplasm resources are fundamental to developing new rice varieties suitable for direct seeding. To simply and efficiently assess the anaerobic germination tolerance of germplasm resources, this study employed coleoptile length as the primary screening criterion to assess hypoxia tolerance across 432 rice accessions under 0.5 (control), 5.0 and 10.0 cm flooding conditions. The results showed that, under flooding stress, coleoptile length and seed survival rate exhibited substantial genetic variation, with *japonica* cultivars demonstrating significantly longer coleoptiles compared to *indica* cultivars. Ten germplasm resources with strong anaerobic germination tolerance were identified through coleoptile length and hypoxia tolerance index. Among these, the *japonica* rice varieties Putaohuang and Huangpinuo, as well as the *indica* rice varieties Esiniu and BoB, exhibited superior hypoxia resistance during germination. Additionally, the coleoptile lengths of *japonica* rice varieties Putaohuang and Huangpinuo were found to be longer than those of *indica* rice varieties Esiniu and BoB under flooding treatments. Physiological analyses revealed that the contents of abscisic acid (ABA), gibberellic acid (GA<sub>3</sub>), indole-3-acetic acid (IAA), and the activities of  $\alpha$ -amylase ( $\alpha$ -AMY) and alcohol dehydrogenase (ADH) were significantly higher than the control (0.5 cm) under flooding stress, and  $\alpha$ -AMY activity, GA<sub>3</sub> and IAA contents of *japonica* rice varieties were higher than that of *indica* rice varieties. Correlation analysis showed that under flooding treatment, the  $\alpha$ -AMY activity, GA<sub>3</sub> and IAA contents of four varieties were positively correlated with coleoptile length ( $r > 0.9$ ). The above results showed that ABA, GA<sub>3</sub>, IAA and ROS contents and  $\alpha$ -AMY and ADH activity promote the elongation of coleoptiles, while  $\alpha$ -AMY activity, GA<sub>3</sub> and IAA contents play more important positive roles in the elongation of coleoptile under flooding stress, and higher  $\alpha$ -AMY activity, GA<sub>3</sub> and IAA contents gave *japonica* varieties more low-oxygen germination tolerance.

**Key words** Rice; Flooding depth; Anaerobic germination tolerance; Coleoptile; Germplasm resources; Physiological mechanisms