

doi:10.6041/j.issn.1000-1298.2016.09.027

干旱区控制灌溉下水稻光合特性与蒸腾效率研究

何海兵¹ 武立权¹ 杨 茹² 马富裕² 黄义德^{1,3}

(1. 安徽农业大学农学院, 合肥 230036; 2. 石河子大学农学院, 石河子 832000;

3. 江苏省现代作物生产协同创新中心, 南京 210095)

摘要: 于2011—2012年在干旱区(新疆石河子市)开展田间小区试验,研究淹灌(W1)、控制灌溉(W2)和旱作(W3)等栽培模式下的产量构成、光合特性及蒸腾效率,以期为干旱区水稻高产高效栽培提供理论依据。研究结果表明:开花前,净光合速率(P_n)在W1和W2处理间差异不显著($p > 0.05$),但花后,W1处理 P_n 分别高出W2、W3处理11.29%~20.91%和38.65%~52.03%;在饱和土壤含水量条件下,W2处理净光合速率较W1处理轻微降低,羧化效率、光饱和点和光补偿点均可与W1持平,并显著高于W3处理($p < 0.05$),W2处理花后光合生产能力受限主要因其在非饱和土壤含水量条件下大幅降低所致;W1处理全天各时间段 P_n 高于W2和W3处理,午后时段处理间差异较上午更大;最终,W2处理产量仅降低4.43%~18.72%,而W3处理降低31.23%~39.45%;在整个生育期,W2处理蒸腾效率最大,显著高于W1、W3处理($p < 0.05$)。综上所述,W2处理在干旱区表现出高产高效生产潜力,提升灌浆期午后光合生产能力可能对于进一步提高旱区水稻产量具有重要作用。

关键词: 水稻; 干旱区; 光合特性; 蒸腾效率

中图分类号: S275 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1298(2016)09-0186-08

Photosynthesis Characteristics and Transpiration Efficiency of Rice Plants under Controlled Irrigation Technology in Arid Region

He Haibing¹ Wu Liquan¹ Yang Ru² Ma Fuyu² Huang Yide^{1,3}

(1. College of Agriculture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China

2. College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi 832000, China

3. Jiangsu Collaborative Innovation Center for Modern Crop Production, Nanjing 210095, China)

Abstract: To investigate the effects of water regimes on yield formation, photosynthetic characteristics and transpiration efficiency of rice plants in arid region, plot experiments were conducted in 2011 and 2012 in Shihezi City with three water treatments, including flooding irrigation (W1), controlled irrigation technology (W2) and aerobic rice (W3). The results showed that there was no significant difference for net photosynthetic rate (P_n) in W1 and W2 treatments before anthesis, but W1 treatment was 11.29%~20.91% higher than W2 treatment, and 38.65%~52.03% higher than W3 treatment after anthesis across both years. Further analysis indicated that little difference of the parameters of P_n , carboxylation efficiency, saturation light intensity, and compensation light intensity were existed in W1 and W2 treatments in saturated soil moisture, the lower P_n in W2 and W3 treatments than that in W1 treatment was mainly due to significantly decreased P_n in W2 and W3 treatments when soil water content was unsaturated in 2011 and 2012 ($p < 0.05$). Moreover, the diurnal changes of P_n was higher in W1

收稿日期: 2016-05-26 修回日期: 2016-06-14

基金项目: 国家高技术研究发展计划(863计划)项目(2011AA100508)、国家重点研发计划粮食丰产增效科技创新重点专项(2016YFD0300505、2016YFD0300600)、公益性行业(农业)科研专项(201303109-5)和国家粮食丰产科技工程项目(2013BAD07B08)

作者简介: 何海兵(1986—),男,讲师,主要从事水稻节水栽培生理研究,E-mail: hhh_agr@ahau.edu.cn

通信作者: 马富裕(1967—),男,教授,主要从事作物节水生理生态研究,E-mail: mfy_agr@163.com

treatment than that in W2 and W3 treatments during whole observed times, and the difference was greater on forenoon (before 12:00) than on afternoon (after 14:00) among treatments. Finally, the grain yield in W2 and W3 treatments only decreased by 4.43% ~ 18.72% and 31.23% ~ 39.45% when compared with W1 treatment considering both years. The transpiration efficiency in W2 treatment was always significantly greater than that in W1 and W3 treatments during whole growth stages in both years ($p < 0.05$). Generally speaking, the W2 treatment performs high grain yield and high water use efficiency in arid region, meanwhile, the grain yield in W2 treatment could be increased when improving photosynthetic produce ability in the afternoon at grain-filling stage.

Key words: rice; arid region; photosynthetic characteristic; transpiration efficiency

引言

随着淡水资源的减少以及非农用水逐年增加,农业用水总量及其所占淡水资源比例呈现逐年降低的趋势^[1]。与此同时,人们对水稻需求量不断增加。这一现状使得水稻当前生产面临的最大挑战是如何在有限的淡水资源内生产出更多的谷物^[2]。特别对干旱区域而言,由于生育期内耗水量巨大(以中国新疆为例,水稻生育期内蒸散量为 1 200 mm,降雨量不足 170 mm,水稻的总耗水量高达 3 000 mm,水分利用效率仅为 0.2 ~ 0.3 kg/m³),水稻生产将面临淡水资源亏缺带来的巨大压力^[3]。因此,在干旱区开展水稻高产节水栽培研究,对缓解水资源危机、粮食安全危机以及走农业可持续化发展道路都具有重要意义。

在水稻主要生产区域(湿润半湿润气候条件),当前主流节水栽培模式包括干湿交替灌溉^[4-5]、饱和土壤含水量栽培^[6]、旱作栽培^[7-8]以及覆盖旱作栽培体系^[9],这些节水栽培技术围绕蒸散和渗漏等途径降低耗水量,从而达到节水目的。从节水幅度和产量水平综合因素考虑,覆盖旱作栽培体系可能较其他节水栽培具有更优越的高产高效特性^[10]。从近几年在干旱区开展覆盖旱作栽培水稻试验结果来看,覆盖旱作栽培体系表现出较高的生产潜力^[11],当覆盖栽培结合控制灌溉技术时,较淹灌处理节水 50%,产量与淹灌处理持平^[12],其实现高产高效机制为“覆盖+控制灌溉”,在幼穗分化前较漫灌处理可提高地温 1.5 ~ 2.5℃/d^[11],高地温促进根系生长、分蘖早发以及有效分蘖形成,为构建高产群体打下基础^[12];此外,控制灌溉模式下渗漏量低、肥料淋溶量少,有利于维持高土壤肥力^[11],从而达到节水节肥的目的。但对于高产高效实现背景下光合作用机制的研究较少。

光合生产是物质累积和产量形成的基础,栽培模式对光合作用起着重要的调控作用。从湿润半湿润区域开展的水稻节水栽培研究情况来看,干湿交

替灌溉较传统淹灌更有利于水稻光合作用^[5],在覆盖旱作栽培和饱和土壤含水量栽培条件下,水稻光合作用与传统淹灌处理持平,但在旱作栽培条件下,水稻光合作用显著低于传统淹灌处理^[13]。干旱区“覆盖栽培+控制灌溉”获得高产可能与高光合生产潜力有关,而高效的实现可能是高蒸腾效率作用的结果。因此,本文主要开展“覆盖栽培+控制灌溉”模式下光合生产和蒸腾效率研究,旨在为旱区水稻节水高产高效栽培提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

试验在石河子市天业集团农业干旱研究中心(北纬 44°26.5', 东经 86°01', 海拔高度 429 m)进行。该区属大陆干旱气候,平均年降雨量 223 mm,年蒸发量为 1 039.9 mm,年无霜期为 168 ~ 171 d,昼夜温差大,近 5 a 日平均气温为 8.9℃,最高月平均气温为 25.6℃。在水稻生长季节内(4—10 月份),平均温度、降雨量、蒸发量分别为 20.2℃、130 mm、825.3 mm。试验地在 1 m 深土层内土壤质地为砂壤土;0 ~ 60 cm 土层土壤有机质质量比 25.46 mg/kg,碱解氮质量比 60.83 mg/kg,速效磷质量比 25.46 mg/kg,速效钾质量比 342.54 mg/kg, pH 值 8.1,土壤饱和和体积含水率 30.11%,容重 1.31 g/cm³。

1.2 试验设计

以水稻品种宁粳 28 为试材(前期品种筛选试验结果表明,该品种适宜于该区域旱直播种植,表现出较强的耐旱能力和环境适应能力),于 2011—2012 年水稻生长季节内(4—10 月份)开展田间小区试验。试验设置 3 个水分处理,分别记为 W1、W2 和 W3,其中 W1 处理为淹灌栽培模式;W2 处理采用控制灌溉栽培,即在幼穗分化前,当 0 ~ 20 cm 土壤水势降低到 -35 kPa 时补充灌溉,而后土壤水势降低到 -15 kPa 时补充灌溉,每次补充灌溉至近土壤饱和和含水量状态;W3 处理采用旱作栽培,整个生育期内当 0 ~ 20 cm 土层内土壤水势降低到 -35 kPa

时进行补充灌溉至近土壤饱和含水量状态,土壤水势利用张力计(Watermark, Irrrometer 公司, Riverside, CA, 美国)监测。试验采用完全随机设计,每处理3次重复,所有小区采用覆膜开穴方式进行人工旱直播,每小区铺设3条膜(5.25 m),小区长6 m,铺膜后以宽窄行方式在薄面上开穴播种,其中窄行间距10 cm,宽行间距30 cm,膜间距45 cm,每条膜上种植8行,株距10 cm,每穴下种7~9粒。播种后及时灌溉(375~450 m³/hm²)保证出苗。3叶期定苗,每穴保留6~7株并进行相应水分调控措施,W2、W3处理以滴灌方式供水,每条膜内铺设2条滴灌带。为防止水分在小区侧移,各小区间埋设60 cm深的防渗膜。尿素用量为750 kg/hm²,其基追运筹比例为:总尿素用量的10%(质量分数)为基肥、45%分蘖肥、35%穗期、10%保花肥。过磷酸钙750 kg/hm²,氯化钾150 kg/hm²,硫酸锌30 kg/hm²,其中P、K、Zn作为基肥一次性施入。

1.3 测定项目与方法

(1) 光合速率及蒸腾速率的动态观测

分别在2年间于拔节期(2011年6月28日—7月1日;2012年7月2—6日)、开花期(2011年8月1—4日;2012年8月3—7日)、花后14 d(2011年8月15—18日;2012年8月17—21日)及花后28 d(2011年8月29日—9月1日;2012年9月1—4日)选择长势一致、无病虫害的顶部完全展开叶片用于净光合速率和蒸腾速率的测定,为便于记载,拔节期、开花期、花后14 d及花后28 d分别用J、F、F-14和F-28表示。使用Li-6400型(Li-Cor公司,美国)便携式光合作用系统自带6400-02 LED红/蓝光源叶室测定,每个生育期选择连续4 d监测光合速率和蒸腾速率(4 d时间能保证W2和W3处理可以测量到自饱和含水率至灌溉临界值光合速率的连续动态变化过程),以4 d观测的光合速率和蒸腾速率平均值代表该处理在某一生育期的光合参数。测定时间为每日09:30—12:30,测定时CO₂浓度和湿度通过塑料缓冲瓶与外界环境保持一致,测定光强为1 200 μmol/(m²·s),温度为25℃,每处理随机选5片叶测定(叶片中部,正面)。

(2) 蒸腾效率的测定

蒸腾效率定义为叶片净光合速率与蒸腾速率的比值。

(3) 光合速率日变化测定

使用Li-6400型便携式光合系统自带自然光源叶室。于开花期测定剑叶光合日变化(2011年8月1—4日;2012年8月3—7日),从08:00—20:00每隔2 h测定各处理单叶净光合速率(P_n),每处理

选择连续4 d监测光合速率日变化情况。光强、温度、湿度同外界环境一致。每处理随机选5片剑叶测定。

(4) 光响应曲线的测定

使用Li-6400型便携式光合作用系统自带6400-02 LED红/蓝光源叶室以控制光合有效辐射。于开花期灌水后第1天测定(保证所有处理均处于近饱和含水量状态,2011年于8月5日测定,2012年于8月3日测定)剑叶光响应曲线,测定时间为10:00—12:00,测定时光强由强到弱依次设定为:2 000、1 800、1 600、1 200、800、500、300、200、100、50、30、0 μmol/(m²·s),每个光强适应3~5 min,待光合参数稳定后连续测定5组数据,每处理重复3次。测定时叶温控制在25℃,湿度为75%。光响应曲线选用YE等^[14]构建的任意光强下光响应曲线模型进行拟合。模型表达式为

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} (I - I_c) \quad (1)$$

式中 $P_n(I)$ ——光强为 I 时的净光合速率

α 、 β 、 γ ——与光强无关的参数

I_c ——光补偿点

当 $I = 0$ 时

$$P_n(0) = R_d = -\alpha I_c \quad (2)$$

式中 R_d ——暗呼吸速率

对式(1)进行一阶求导得任意光强下的量子效率。

当 $I = I_c$ 时,求得表观量子效率 φ_c

$$\varphi_c = P'(I_m) = \alpha \frac{1 + (\gamma - \beta)I_c - \beta\gamma I_c^2}{(1 + \gamma I_c)^2} \quad (3)$$

当 $I = 0$ 时

$$P'(I=0) = \varphi_o = \alpha [1 + (\beta + \gamma)I_c] \quad (4)$$

式中 φ_o ——内在量子效率

由式(1)求出光饱和点 I_m 为

$$I_m = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)(1 + \gamma I_c)/\beta} - 1}{\gamma} \quad (5)$$

与光饱和点对应的的光合速率称为最大光合速率,计算式为

$$P(I_m) = \alpha \frac{1 - \beta I_m}{1 + \gamma I_m} (I_m - I_c) \quad (6)$$

(5) CO₂ 响应曲线的测定

使用Li-6400型便携式光合作用系统。于开花期灌水后第1天测定(保证所有处理均处于近饱和含水率状态,2011年于8月1日测定,2012年于7月30日测定)剑叶光响应曲线,测定时间为10:00—12:00,测定时用CO₂钢瓶控制CO₂浓度,测定顺序设定为:400、200、150、100、80、50、30、20、

600、800、1 000、1 200 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ，待光合参数稳定后连续记录 5 组数据，每处理重复 3 次。测定时光强为 1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ，叶温控制在 25℃，湿度为 75%。CO₂ 响应曲线选用 Farquhar 模型模拟^[15]，模型表达式为

$$P_n(C_i) = V_{\text{cmax}} \left[\frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + K_c \left(1 + \frac{O}{K_o} \right)} \right] - R_d \quad (7)$$

式中 P_n ——光合速率

K_c ——羧化反应 Michaelis - Menten 常数

C_i ——胞间 CO₂ 浓度 V_{cmax} ——羧化效率

O ——大气氧分压，取 21 kPa

K_o ——氧化反应 Michaelis - Menten 常数

Γ^* ——光呼吸补偿点

在 25℃ 条件下， K_c 、 K_o 常数分别为 27.24 kPa 和 16.58 kPa^[15]。

(6) 根长测量

2011、2012 年于开花期（所选植株同一天进入开花期）随机选择长势一致的株穴 6 穴，用直径为 10 cm 的根钻取 0 ~ 40 cm 土层并置于 100 目网筛中，用自来水冲洗泥土挑出活根系。根系用平板扫描仪（Epson V700 Photo, Epson America, 美国）扫描，WinRHIZO（Regent Instruments 公司，加拿大）软件获取根长参数，扫描后的根系及地上部各器官放入烘箱中烘至恒质量。

(7) 考种测产

成熟期于每小区选择 8 m² 的样株用于计算最终

产量。并于成熟期在各处理选择长势基本一致的 18 穴水稻考种，考种指标包括单位面积穗数（每穗实粒数大于 5 粒的稻穗）、穗粒数、结实率、千粒质量。

1.4 数据分析

数据均采用 SPSS 17.0 软件进行统计分析；处理间在 5% 水平上的差异用最小极差法（LSD）比较。作图和模型拟合采用 OriginPro 8.5 软件完成。

2 结果与分析

2.1 不同水分处理对水稻光合特性的影响

2.1.1 关键生育期净光合速率及蒸腾速率

净光合速率和蒸腾速率在生育期内（拔节—开花期—灌浆期）表现为先增加后降低（图 1）。对净光合速率而言，拔节期以 W2 处理最高，显著高于 W3 处理（ $p < 0.05$ ），但与 W1 处理差异不显著（ $p > 0.05$ ），自开花期后，W1 处理显著高于 W2、W3 处理（ $p < 0.05$ ），且随着生育进程推进，处理间差异逐步增大。蒸腾速率在整个生育期内均以 W1 处理最大，其次分别为 W2、W3 处理，处理间差异达显著水平（ $p < 0.05$ ）。两年间各处理在生育期内存在相同的变化趋势。

2.1.2 花期剑叶光合速率日变化

2011、2012 年间各处理净光合速率在开花期的日变化在一天内于 12:00 达到最大，随后呈现不同程度的下降（图 2）；在整个观测时间内，W1 处理净光合速率最大，W2 处理次之，W3 处理最小，W1 与 W2 处理间的差异较小（图 2）。

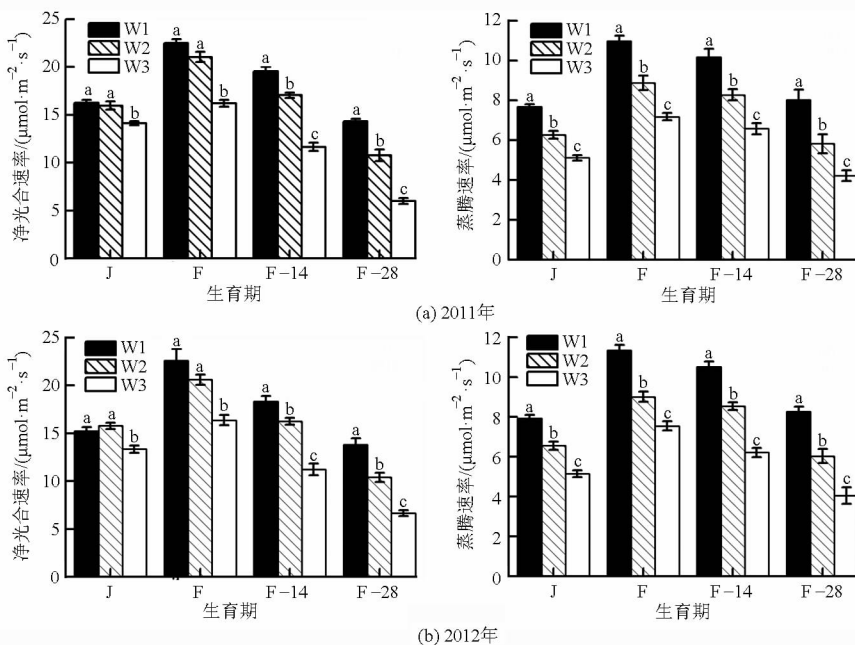


图 1 不同水分处理下生育期叶片净光合速率和蒸腾速率

Fig. 1 Net photosynthetic rate and transpiration rate of top-leaves in water treatments at jointing (J), flowering (F), 14 d after anthesis (F-14) and 28 d after anthesis (F-28), respectively in 2011 and 2012

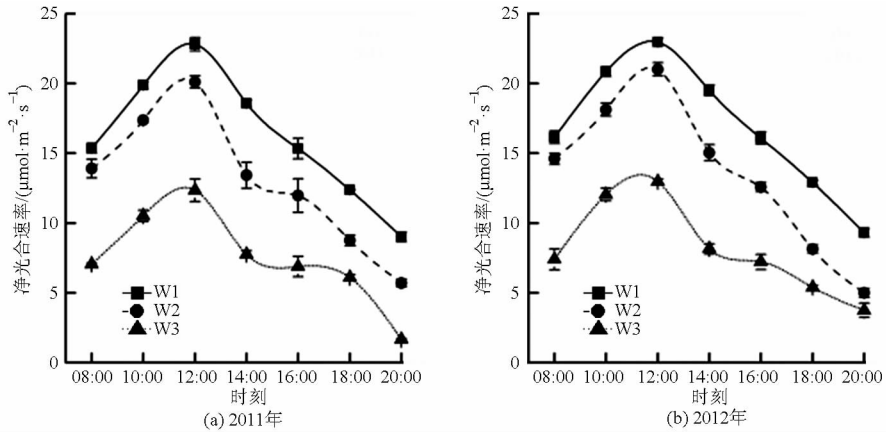


图2 不同水分处理下花期剑叶光合速率日变化曲线

Fig.2 Diurnal changes of net photosynthetic rate of flag leaf in water treatments at flowering stage in 2011 and 2012

2.1.3 花期剑叶光响应曲线 ($P_n - I$)

最大净光合速率以 W1 处理最大 (图 3), 为 $19.97 \sim 20.55 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 较 W2、W3 处理分别高出 $11.61\% \sim 13.52\%$ 及 $32.46\% \sim 39.76\%$ (表 1); W1 处理达到最大光合速率所对应的光强 (光饱和点) 为 $1521.71 \sim 1644.79 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 而 W2、W3 处理分别为 $1424.93 \sim 1483.43 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $1249.17 \sim 1257.25 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; 对光补偿点参数

而言, W3 处理最大, 其次分别为 W2、W1 处理, 处理间差异达 $12.28\% \sim 41.03\%$ (表 1); 暗呼吸速率和表观量子效率也均以 W1 处理最大, W3 处理最小, 其中, 表观量子效率在处理间差异较其他两参数大 ($20\% \sim 60\%$)。

2.1.4 花期剑叶 CO_2 响应曲线 ($P_n - C_i$)

CO_2 浓度低于 $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, 净光合速率对 CO_2 的响应在处理间差异较小, 特别是在 W1、W2 处

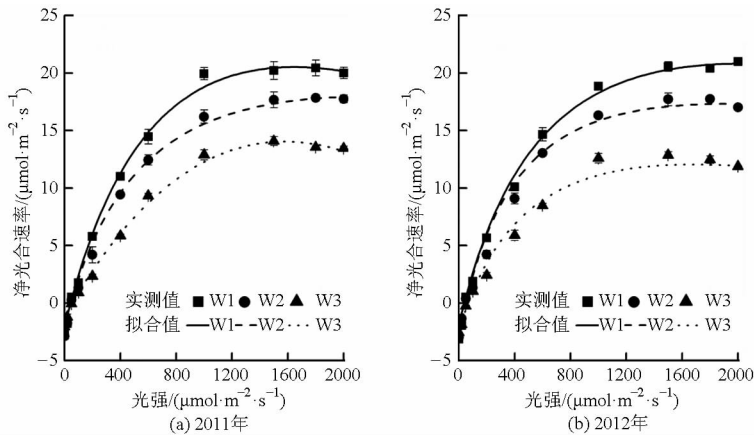


图3 不同水分处理下剑叶最大净光合速率对光强响应曲线

Fig.3 Photosynthetic light-response curve of flag leaf in water treatments at flowering stage in 2011 and 2012

表 1 不同水分处理下剑叶光响应曲线拟合结果

Tab.1 Results fitted by photosynthetic light-response curve for flag leaf in water treatments at flowering stage in 2011 and 2012

年份	水分处理	暗呼吸速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子效率	光补偿点/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	最大净光合速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
2011	W1	-2.07	0.05	43.32	1521.71	20.55
	W2	-1.93	0.04	46.55	1424.93	18.96
	W3	-1.11	0.02	53.07	1257.25	13.88
	差值/%	6.76 ~ 46.37	20.00 ~ 60.00	12.28 ~ 18.37	6.36 ~ 17.38	11.61 ~ 32.46
2012	W1	-1.91	0.05	39.01	1644.79	19.97
	W2	-1.73	0.04	48.22	1483.43	17.27
	W3	-1.08	0.03	66.16	1249.17	12.03
	差值/%	9.42 ~ 43.46	20.00 ~ 40.00	27.12 ~ 41.03	9.81 ~ 24.05	13.52 ~ 39.76

理间(图 4),其中 W2 处理的羧化效率为 31.87 ~ 32.69 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,与 W1 处理基本持平(32.67 ~ 33.88 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),但明显高于 W3 处理(23.15 ~

23.77 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$);当 CO_2 浓度大于 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 时,净光合速率在处理间的差异明显增大,其中 W1 处理始终处于最大值,而 W3 处理最小(图 4)。

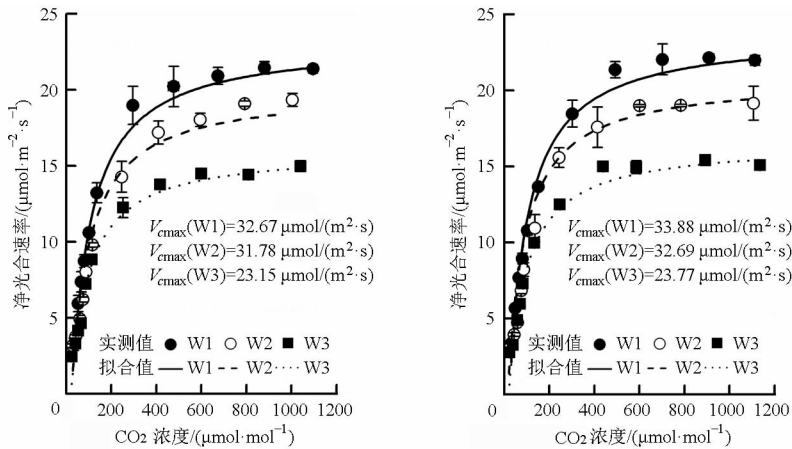


图 4 不同水分处理下花期剑叶光合速率对 CO_2 浓度的响应曲线

Fig. 4 Photosynthetic CO_2 -response curve of flag leaf in water treatments at flowering stage in 2011 and 2012

2.2 不同水分处理对水稻产量构成的影响

2.2.1 不同水分处理对根长和物质累积的影响

W1 处理在花期根长为 2.52 ~ 2.96 km/m^2 ,显著高于 W2、W3 处理 13.85% ~ 27.52% 和 38.85% ~ 48.41% ($p < 0.05$; 表 2);地上生物量也以 W1 处理最大,W2 处理次之,但处理间差异小于根长参数,

处理间最大差异(W1 和 W3 处理)为 15.54% ~ 27.74%。从单位质量生物量所需要根长来看,W1 处理最大,每生产 1 kg 生物量需要 1.47 ~ 1.51 km 的根长,显著高于 W2 处理(1.13 ~ 1.24 km/kg)和 W3 处理(1.05 ~ 1.08 km/kg ; $p < 0.05$; 表 2)。

表 2 水分处理下根长、生物量、产量及其构成因子

Tab.2 Root length and aboveground biomass at flowering stage, grain yield, and yield components under water treatments in 2011 and 2012

年份	处理	根长/ ($\text{km} \cdot \text{m}^{-2}$)	地上生物量/ ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$)	根系承载生物 量/($\text{km} \cdot \text{kg}^{-1}$)	穗数	穗粒数	结实率/ %	千粒质量/ g	产量/ ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)
2011	W1	2.52 ^a ± 0.12	1.73 ^a ± 0.05	1.47 ^a ± 0.06	336.47 ^c ± 11.35	145.47 ^a ± 6.31	83.25 ^a ± 2.73	25.32 ^a ± 0.95	(8.44 ^a ± 0.35) × 10 ³
	W2	1.85 ^b ± 0.11	1.66 ^b ± 0.11	1.13 ^b ± 0.03	385.42 ^a ± 10.87	126.43 ^b ± 6.14	76.28 ^b ± 2.55	22.31 ^b ± 0.33	(6.86 ^b ± 0.25) × 10 ³
	W3	1.30 ^c ± 0.05	1.25 ^c ± 0.04	1.05 ^c ± 0.01	351.24 ^b ± 8.33	108.52 ^c ± 3.33	63.83 ^c ± 2.17	21.36 ^b ± 0.49	(5.11 ^c ± 0.18) × 10 ³
2012	W1	2.96 ^a ± 0.09	1.93 ^a ± 0.05	1.51 ^a ± 0.08	354.5 ^b ± 13.46	158.2 ^a ± 13.21	88.8 ^a ± 7.33	25.1 ^a ± 1.21	(8.58 ^a ± 0.26) × 10 ³
	W2	2.55 ^b ± 0.12	1.87 ^a ± 0.02	1.24 ^b ± 0.04	400.3 ^a ± 7.86	151.2 ^a ± 8.48	82.3 ^a ± 2.86	24.1 ^a ± 0.86	(8.20 ^a ± 0.13) × 10 ³
	W3	1.81 ^c ± 0.13	1.63 ^b ± 0.08	1.08 ^c ± 0.03	399.0 ^a ± 10.55	102.8 ^b ± 12.35	72.0 ^b ± 1.85	22.2 ^b ± 0.13	(5.90 ^b ± 0.24) × 10 ³

注:同列不同小写字母表示在 5% 水平差异显著。

2.2.2 不同水分处理对水稻产量及其构成因子的影响

产量及构成因子在处理间差异显著($p < 0.05$; 表 2),W1 处理产量为(8.44 ~ 8.58) × 10³ kg/hm^2 ,W2 处理产量水平较 W1 处理轻微降低,降幅为 4.43% ~ 18.72%,W3 处理较 W1 处理降低 31.23% ~ 39.45%;穗数、穗粒数及千粒质量在处理间的变化趋势与产量因子基本一致,由大到小依次为 W1、W2、W3,差异达显著水平($p < 0.05$);但对于单位面积穗数,W2 处理最大,显著高于 W1 处理($p < 0.05$)。

2.3 不同水分处理对水稻蒸腾效率的影响

蒸腾效率在生育期内呈逐渐降低趋势(图 5),水

分处理对蒸腾效率有显著的影响($p < 0.05$);在整个观测期内,蒸腾效率由大到小依次为 W2、W3、W1,其中拔节期处理间差异最大(9.56% ~ 17.93%),开花期次之(9.05% ~ 15.38%),花后第 28 天最小(2.79% ~ 12.85%)。

3 讨论

3.1 控制灌溉下的水稻光合特性及其与产量关系

在控制灌溉(W2)条件下,产量水平较淹灌处理(W1)降低,但 W2 处理单位面积穗数较 W1 处理显著增加,因此,W2 处理产量降低的重要原因是个体生长如穗数、穗粒数及千粒质量等因子受限(表 2)。HE 等^[12]研究认为,在 W2 栽培模式下,幼穗分化前

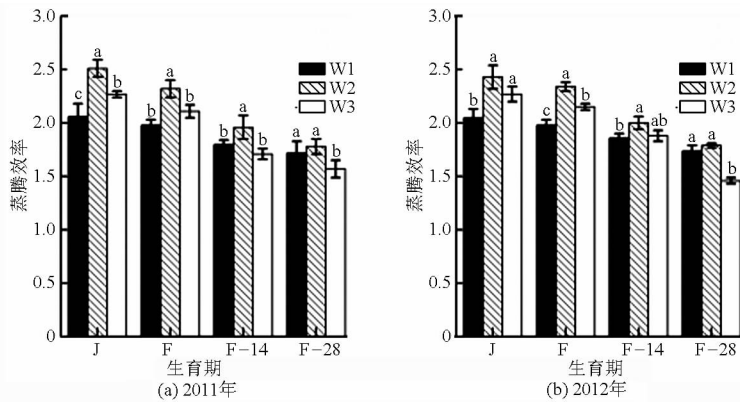


图5 不同水分处理下生育期的叶片蒸腾效率

Fig. 5 Transpiration efficiency of top-leaves in water treatments at jointing (J), flowering (F), 14 d after anthesis (F-14) and 28 d after anthesis (F-28), respectively in 2011 and 2012

旱作栽培管理较淹灌能增加地温,促进根系生长和分蘖形成,进而为多穗奠定基础,而在幼穗分化后,生态和生理需水量较大,维持近饱和土壤含水量栽培能有效减少对穗粒数和千粒重的伤害,从而获得高产。

在旱作栽培,甚至控制灌溉条件下,光补偿点高于淹灌处理,而光饱和点和量子效率均有不同程度的下降(表1),该结果与徐俊增等^[16]就有关旱作水稻光合特性的研究结果基本一致。开花前,W2处理光合生产可与W1处理持平,但显著高于W3处理,而后W2和W3处理光合速率显著降低(图1),致使灌浆器官籽粒灌浆物质累积受限^[17-18]。从对开花期连续4d观测光合速率参数结果来看,随着土壤水势降低(-15~0 kPa和-35~0 kPa),净光合速率呈明显降低趋势,对于W2处理而言,当土壤水势维持在0 kPa时,净光合速率较W1处理轻微降低(表1),羧化效率与W1处理持平(图4),但当土壤水势维持在-15 kPa时,净光合速率明显低于淹灌处理(数据未呈现);对花期光合速率日变化进一步分析表明:光合速率日变化趋势在12:00之前的差异明显小于12:00后,这可能是与本区域特定的气候条件有关,空气湿度小、辐射强,水稻处于非淹灌栽培后,特别是在非饱和土壤含水量栽培后,根系吸收能力不能维持蒸腾需求,进而光合生产能力下调^[11]。由此表明,导致旱区控制灌溉和旱作水稻花后源供应不足可能主要与灌浆期土壤处于非饱和和土壤含水率状态有关,特别是由午后阶段的光合生产不足所致,关于午后阶段光合速率大幅降低的生理生态机制需后续系统研究。

3.2 控制灌溉下的水稻蒸腾效率

从工程节水角度来讲,非淹灌栽培条件通过减少深层渗漏和蒸发达到节水目的;与此同时,非淹灌栽培模式可提高根区溶氧量,并促进根区好氧微生

物的生长,进而利于产量形成,实现高产高效^[10]。但目前已有文献很难回答水稻节水栽培对蒸腾效率的调控机理。从本研究结果来看,控制灌溉下维持较高蒸腾效率(图5)的机制可能是在节水栽培条件下(如W2处理),在适当亏损光合生产的前提下,尽可能多地降低蒸腾速率(图5),最终形成高蒸腾效率(高产高效)。调控这一假说的机制需展开相关试验来佐证。

根系的吸水能力影响光合生产和蒸腾速率,进而调控着蒸腾效率,一般来说,植株导水(吸水)能力越强,蒸腾效率越高^[10]。在植株吸水过程中,根系形态特征被视为水分吸收的重要指标,较大的根长密度是水稻实现高产的基础^[19-20]。但当根系群体结构过大时,出现根系冗余并造成能量无效消耗而对产量不利^[12]。另外,根系内皮层加厚及凯氏带过早过多形成会限制根系水分吸收和蒸腾作用^[21]。因此,合理的根系统是水分高效吸收的前提保障^[22]。从表2结果可知,在一定范围内,水稻光合生产提升和效率优先的前提是有充足的根系(W2与W3处理对比),但当超出一定范围后,即使蒸腾量显著增加,但是光合速率增加能力受限,因此,不利于高蒸腾效率的实现(W1与W2处理对比),由此也说明高产高效实现并非传统认为的根系群体和蒸腾强度越大越好。关于水稻高产高效或高蒸腾效率应该具有什么样的根系,以及叶片作为水分蒸腾和光合作用的主要器官,如何与根系协同调控蒸腾效率,需要研究根叶系统对蒸腾效率的协同作用机制,特别是研究作用过程中水稻器官、组织、细胞、基因等对蒸腾效率的调控机理,不仅可为水稻高产高效栽培技术提供理论依据,还可从根叶特征关键指标入手,为高产高效品种选育提供参考。

4 结束语

在开花前,W2处理表现出较高的光合生产能

力,但开花后,W1 处理较 W2、W3 处理能维持更高的光合速率。虽然 W2 处理较 W1 处理个体生长受限,但较大的群体优势能在一定程度上缓解个体生长的不足,进而获得较高的产量水平,最终保持更高的水资源利用效率。W2、W3 处理花后光合生产能力下降主要与光合特性受限有关,主要表现为潜在最大净光合速率、表观量子效率、光饱和点以及羧化

效率降低,但 W2 处理各参数较 W1 处理降低幅度较小,表明 W2 处理能维持较高的光合生产潜能;此外,花后光合速率降低的另一重要因素是午后净光合速率大幅下降。因此,节水栽培条件,特别是在 W2 处理下提高午后光合生产能力是进一步提高该区域水稻高产高效的重要保障。

参 考 文 献

- 1 吴普特,冯浩,牛文全,等. 中国用水结构发展态势与节水对策分析[J]. 农业工程学报, 2003, 19(1): 1-6.
WU Pute, FENG Hao, NIU Wenquan, et al. Analysis of developmental tendency of water distribution and water-saving strategies [J]. Transactions of the CSAE, 2003, 19(1): 1-6. (in Chinese)
- 2 YANG J C, ZHANG J H. Crop management techniques to enhance harvest index in rice [J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(12): 3177-3189.
- 3 王荣栋. 作物栽培学[M]. 上海:高等教育出版社, 2005.
- 4 程建平,曹湊贵,蔡明历,等. 不同灌溉方式对水稻产量和水分生产率的影响[J]. 农业工程学报, 2006, 22(12): 28-33.
CHENG Jianping, CAO Cougui, CAI Mingli, et al. Effects of different irrigation modes on the yield and water productivity of rice [J]. Transactions of the CSAE, 2006, 22(12): 28-33. (in Chinese)
- 5 YAO F X, HUANG J L, PENG S B, et al. Agronomic performance of high-yielding rice variety grown under alternate wetting and drying irrigation [J]. Field Crops Research, 2012, 126: 16-22.
- 6 BELDER P, BOUMAN B A M, SPIERTZ J H J, et al. Crop performance, nitrogen and water use in flooded and aerobic rice [J]. Plant and Soil, 2005, 273(1): 167-182.
- 7 BOUMAN B A M, TUONG T P. Field water management to save water and increase its productivity in irrigated lowland rice [J]. Agricultural Water Management, 2001, 49(1): 11-30.
- 8 KATO Y, OKAMI M. Root morphology, hydraulic conductivity and plant water relations of high-yielding rice grown under aerobic conditions[J]. Annals of Botany, 2011, 108(3): 575-583.
- 9 QIN J T, HU F, ZHANG B, et al. Role of straw mulching in non-continuously flooded rice cultivation [J]. Agricultural Water Management, 2006, 83(3): 252-260.
- 10 何海兵,杨茹,武立权,等. 水分和氮肥管理对灌溉水稻优质高产高效调控机制的研究进展[J]. 中国农业科学, 2016, 49(2): 305-318.
HE Haibing, YANG Ru, WU Liquan, et al. Research advance of high-yielding and high efficiency in resource use and improving grain quality of rice plants under water and nitrogen managements in an irrigated region [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(2): 305-318. (in Chinese)
- 11 HE H B, MA F Y, YANG R, et al. Rice performance and water use efficiency under plastic mulching with drip irrigation[J]. PLOS One, 2013, 8(12): e83103.
- 12 HE H B, YANG R, MA F Y, et al. The growth characteristics and yield potential of rice (*Oryza sativa*) under non-flooded irrigation in arid region [J]. Annals of Applied Biology, 2016, 168(3): 337-356.
- 13 ZHANG Z C, ZHANG S F, YANG J C, et al. Yield, grain quality and water use efficiency of rice under non-flooded mulching cultivation[J]. Field Crops Research, 2008, 108(1): 71-81.
- 14 YE Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. Photosynthetica, 2007, 45(4): 637-640.
- 15 SHARKEY T D, BERNACCHI C J, FARQUHAR G D, et al. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves [J]. Plant, Cell and Environment, 2007, 30(9): 1035-1040.
- 16 徐俊增,彭世彰,魏征,等. 不同供氮水平及水分调控条件下水稻光合作用光响应特征[J]. 农业工程学报, 2012, 28(2): 72-76.
XU Junzeng, PENG Shizhang, WEI Zheng, et al. Characteristics of rice leaf photosynthetic light response curve with different water and nitrogen regulation[J]. Transactions of the CSAE, 2012, 28(2): 72-76. (in Chinese)
- 17 WANG F, CHENG F M, ZHANG G P. The relationship between grain filling and hormone content as affected by genotype and source-sink relation [J]. Plant Growth Regulation, 2006, 49(1): 1-8.
- 18 ZHAO B H, WANG P, YANG J C. Source-sink and grain-filling characteristics of two-line hybrid rice Yangliangyou 6 [J]. Rice Science, 2006, 13(1): 34-42.
- 19 KATO Y, OKAMI M. Root morphology, hydraulic conductivity and plant water relations of high-yielding rice grown under aerobic conditions [J]. Annals of Botany, 2011, 108(3): 575-583.
- 20 CHU G, YANG J C, ZHANG J H. Morphological and physiological traits of roots and their relationships with water productivity in water-saving and drought-resistant rice[J]. Field Crops Research, 2014, 162: 108-119.
- 21 RANATHUNGE K, SCHREIBER L. Water and solute permeabilities of arabidopsis roots in relation to the amount and composition of aliphatic suberin [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(6): 1961-1974.
- 22 汪可欣,付强,姜辛,等. 秸秆覆盖模式对玉米生理指标及水分利用效率的影响[J]. 农业机械学报, 2014, 45(12): 181-186.
WANG Kexin, FU Qiang, JIANG Xin, et al. Effect of straw mulching mode on maize physiological index and water use efficiency [J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2014, 45(12): 181-186. (in Chinese)