

控制灌溉水稻叶片水分利用效率影响因素分析

庞桂斌^{1,2} 徐征和^{1,3} 杨士红⁴ 徐俊增⁴

(1. 济南大学资源与环境学院, 济南 250022; 2. 山东省地下水数值模拟与污染控制工程技术研究中心, 济南 250022;
3. 山东省生态固碳与捕集利用工程技术研究中心, 济南 250022; 4. 河海大学水利水电学院, 南京 210098)

摘要: 为了揭示节水灌溉水稻叶片水分利用效率的影响因素及水分高效利用机制, 设置控制灌溉(控灌)和淹水灌溉(淹灌)2种灌溉方式开展田间试验, 研究节水灌溉水稻叶片水分利用效率与气孔调节以及相关环境因素的关系, 建立叶片水分利用效率的回归方程, 并对影响因素进行通径分析。结果表明, 水稻叶片蒸腾速率(T_r)、光合速率(P_n)和叶片水分利用效率(LWUE)与气孔导度(G_s)呈良好的二次曲线关系, 控灌水稻通过较低的气孔开度便可获得较优的叶片水分利用效率。叶片水分利用效率(LWUE)与空气温度(T_a)、叶片温度(T_l)、叶气温差(ΔT)、空气 CO_2 浓度(C_a)和光合有效辐射量(P_{ar})等环境因素呈二次曲线关系, 与胞间 CO_2 浓度(C_i)呈负相关关系, 与土壤含水率(θ)呈正相关关系, 与相对湿度(R_h)呈指数关系。由 T_a 、 T_l 、 ΔT 组成的“温度因子”对水稻叶片水分利用效率的贡献率达39.19%, 而由 C_a 和 C_i 组成的“ CO_2 浓度因子”的贡献率为22.94%, 由 R_h 和 θ 组成的“水分因子”的贡献率为17.81%, 由 P_{ar} 组成的“光照因子”贡献率为9.01%。在此基础上, 建立了叶片水分利用效率回归方程, 并对各影响因素进行通径分析, 对于控制灌溉稻田来说, 影响叶片水分利用效率的主要因素不是光合有效辐射量、气孔导度和土壤含水率等, 而是胞间 CO_2 浓度、叶片温度和相对湿度等因素。

关键词: 水稻; 控制灌溉; 叶片水分利用效率; 影响因素; 通径分析

中图分类号: S274.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-1298(2017)04-0233-09

Influence Factors Analysis of Rice Leaf Water Use Efficiency under Controlled Irrigation

PANG Guibin^{1,2} XU Zhenghe^{1,3} YANG Shihong⁴ XU Junzeng⁴

(1. College of Resources and Environment, University of Jinan, Jinan 250022, China

2. Shandong Provincial Engineering Technology Research Center for Groundwater Numerical Simulation and Contamination Control, Jinan 250022, China

3. Shandong Provincial Engineering Technology Research Center for Ecological Carbon Sink and Capture Utilization, Jinan 250022, China

4. College of Water Conservancy and Hydropower Engineering, Hohai University, Nanjing 210098, China)

Abstract: In order to investigate the impact factors and mechanism of high water use efficiency under water-saving irrigation technology, experiment with two irrigation treatments was carried out in rice field, including flooding irrigation (FI) and non-flooding controlled irrigation (NFI). In the FI rice fields, a depth of 3 ~ 5 cm standing water was always maintained after transplantation, except during the drainage period in later tillering and yellow maturity stages. In the NFI rice fields, the pond water was kept between 5 mm and 25 mm during the first 7 ~ 8 d after transplantation at the regreening stage. At other stages, irrigation was applied only to keep the soil moist and flooding was avoided; standing water up to 5 cm depth in NFI fields was maintained for less than 5 d just to meet the requirements for the pesticide or fertilizer application. The relationships between stomatal regulation, environmental factors and leaf water use efficiency were studied, meanwhile, the regression equations of leaf water use efficiency were established, and the path analysis method was applied to analyze the impact factors. The results showed that there was a quadratic regression equation between stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r), photosynthetic rate (P_n), leaf water use efficiency (LWUE) under NFI treatment, to maintain

收稿日期: 2016-11-29 修回日期: 2016-12-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(51179049, 51509105)和山东省自然科学基金项目(ZR2014EEQ020)

作者简介: 庞桂斌(1981—), 男, 讲师, 博士, 主要从事节水灌溉与农田生态环境研究, E-mail: stu_panggb@ujn.edu.cn

high LWUE, optimal stomatal conductance was $0.54 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, and the peak value was appeared earlier than that of FI treatment. There was also a quadratic regression equation between LWUE and environmental factors, including air temperature (T_a), leaf temperature (T_l), leaf - air temperature difference (ΔT), air CO_2 concentration (C_a) and photosynthesis available radiation (P_{ar}). While LWUE was negatively related to intercellular CO_2 concentration (C_i) and positively correlated with soil moisture (θ), the relationship between LWUE and relative humidity (R_h) was exponential. The temperature factors composed of T_a , T_l and ΔT contributed 39.19% to LWUE, while the CO_2 concentration factors composed of C_a and C_i contributed 17.81%, the vapor factor composed of R_h and θ contributed 17.81%, and the light factor composed of P_{ar} contributed 9.01%. Furthermore, the regression equation of LWUE was established, and the path analysis method was applied to analyze the impact factors, as for the NFI treatment, it was found that P_{ar} , G_s and θ may not be the main influence factors, the sensitive indicators affecting the LWUE were C_i , T_l and R_h .

Key words: rice; controlled irrigation; leaf water use efficiency; influence factors; path analysis

引言

作为节水农业的最终目标,作物水分利用效率是实现高效用水的中心和潜力所在。研究表明,干旱胁迫对禾谷类作物生理功能的影响顺序依次为:细胞扩张、气孔运动、蒸腾作用、光合作用和光合产物的运输与分配,这为田间水分的高效利用提供了理论依据^[1-3]。叶片水平上水分利用效率的研究可以揭示植物内在的耗水机制,为植物的合理供水提供科学依据,这对缺水的干旱、半干旱地区作物生长是十分必要的,因此,叶片水平上水分利用效率的研究已经成为国内外农业和生物研究的热点问题之一^[4]。

王建林等^[5]研究了玉米、大豆、高粱等作物叶片水分利用效率在光强和 CO_2 浓度共同作用下的响应关系,隋媛媛等^[6]研究了杨树叶片的水分利用效率与荧光光谱的数学模型,来反演植物的叶片的水分利用效率情况,以了解植物的生长状况。有关叶片水平上水分利用效率相关研究多涉及到旱作物,而作为主要粮食作物水稻的相关研究却较少。节水灌溉条件下,利用多指标进行精量控制灌溉决策时,气象环境、土壤水分和作物生理特性等因素在指示作物干旱程度时,其所占比重和敏感性是有区别的。传统的认识是土壤水分是基础,而气象条件是随机变化的,作物自身对干旱的反应,应该是最敏感的最直接的^[7]。以往的研究多关于水分胁迫与各生理指标之间的单个关系分析^[8-9],但是,由于农田作物生长条件和环境的复杂性,对于各类影响因素重要程度和敏感性的相关研究不足。为此,本文以水稻为研究对象开展田间节水灌溉试验,以水稻叶片水分利用效率最优为目标,分析作物生理、气象环境等相关指标之间的关系,建立叶片水平上水分利用效率影响因素的回归方程,并对各影响因素进行通径分析,探求各影响因素对叶片水分利用效率的不

同影响程度,以期能为节水灌溉稻田管理决策提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验区位于水文水资源与水利工程科学国家重点实验室昆山试验研究基地(北纬 $31^\circ 15' 15''$ 、东经 $120^\circ 57' 43''$),为太湖流域水网地区,亚热带南部季风气候,年平均气温 15.5°C ,年降水量 $1\,097.1 \text{ mm}$,年蒸发量 $1\,365.9 \text{ mm}$,年日照时数 $2\,085.9 \text{ h}$,年平均相对湿度 83% ,年均无霜期 234 d 。当地习惯稻麦轮作,土壤为潴育型黄泥土,耕层土壤为重壤土,容重为 $1.30 \text{ g}/\text{cm}^3$,pH 值为 7.4 ,土壤有机碳 $30.3 \text{ g}/\text{kg}$,全氮 $1.79 \text{ g}/\text{kg}$,全磷 $1.4 \text{ g}/\text{kg}$,全钾 $20.86 \text{ g}/\text{kg}$ (均为质量比)。

1.2 试验设计

试验设置 2 个处理,每个处理设 3 次重复,共 6 个小区,随机区组排列。小区面积 24 m^2 ($6 \text{ m} \times 4 \text{ m}$),小区与小区之间留 1 m 隔离带,并且沿小区周围垂直铺设塑料薄膜,以减少小区和小区间的相互影响。处理 1 为淹水灌溉(简称淹灌),即除分蘖后期适当排水晒田和黄熟期自然落干以外,其余阶段均建立 $3 \sim 5 \text{ cm}$ 水层。处理 2 采用控制灌溉(简称控灌),除返青期田面保持 $5 \sim 25 \text{ mm}$ 浅薄水层和黄熟期自然落干以外,其它各生育阶段灌水后均不建立水层,以根层土壤水分为控制指标,灌水上限为饱和含水率,分蘖前期、中期、后期,拔节孕穗前期、后期,抽穗开花期以及乳熟期土壤含水率下限分别取饱和含水率的 70% 、 65% 、 60% 、 70% 、 75% 、 80% 和 70% ,根层观测深度为分蘖期 $0 \sim 20 \text{ cm}$ 、拔节孕穗期 $0 \sim 30 \text{ cm}$ 、抽穗开花期和乳熟期 $0 \sim 40 \text{ cm}$ ^[10]。2013 年试验水稻品种为早熟晚粳型 9998-3,采用宽窄行的栽培技术,行距分别为 35 cm 和 18 cm ,株距 16 cm ,每穴定 3 苗,于 6 月 28 日移栽,10 月 25 日收

割,生育期为 119 d。2014 年试验水稻品种和栽培模式与 2013 年相同,于 6 月 27 日移栽,10 月 27 日收割,生育期为 122 d。采用的施肥方式为实地氮肥管理(简称 SSNM),SSNM 以叶绿素相对含量(SPAD 值)作为控制指标,对作物肥料进行实时调整^[11],在水稻移栽前 2 d 施用基肥,移栽后 7、43 d 分别施蘖肥和穗肥,施肥量(折合成纯氮)分别为 104.98、46.78、71.73 kg/hm²,共 223.49 kg/hm²。

1.3 观测内容及方法

控灌水稻试验小区内,在 0~20 cm、10~30 cm、20~40 cm 土层预埋 TDR 探头,利用 Trease 系统(美国 Soil Moisture 公司)于每天 08:00 观测不同土层土壤含水率,确定是否需要灌水。

采用 LCpro+ 便携式光合测定系统测定水稻净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、光合有效辐射量(P_{ar})、空气温度(T_a)、叶片温度(T_l)、叶气温差(ΔT)、大气 CO₂ 浓度(C_a)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)和空气相对湿度(R_h)等指标。在水稻返青期以后的各个生育期,选取不同生育阶段水分亏缺、复水或者施肥之后的典型日,选择晴好天气于 08:00—18:00 每隔 2 h 测定代表性植株功能叶片。叶片水分利用效率(LWUE)用叶片通过蒸腾消耗一定量的 H₂O 所同化的 CO₂ 量来表示,计算公式^[12]为

$$LWUE = P_n / T_r$$

方差分析和显著性检验采用 SPSS 13.0 完成,图表绘制采用 Microsoft Excel 2003 完成。

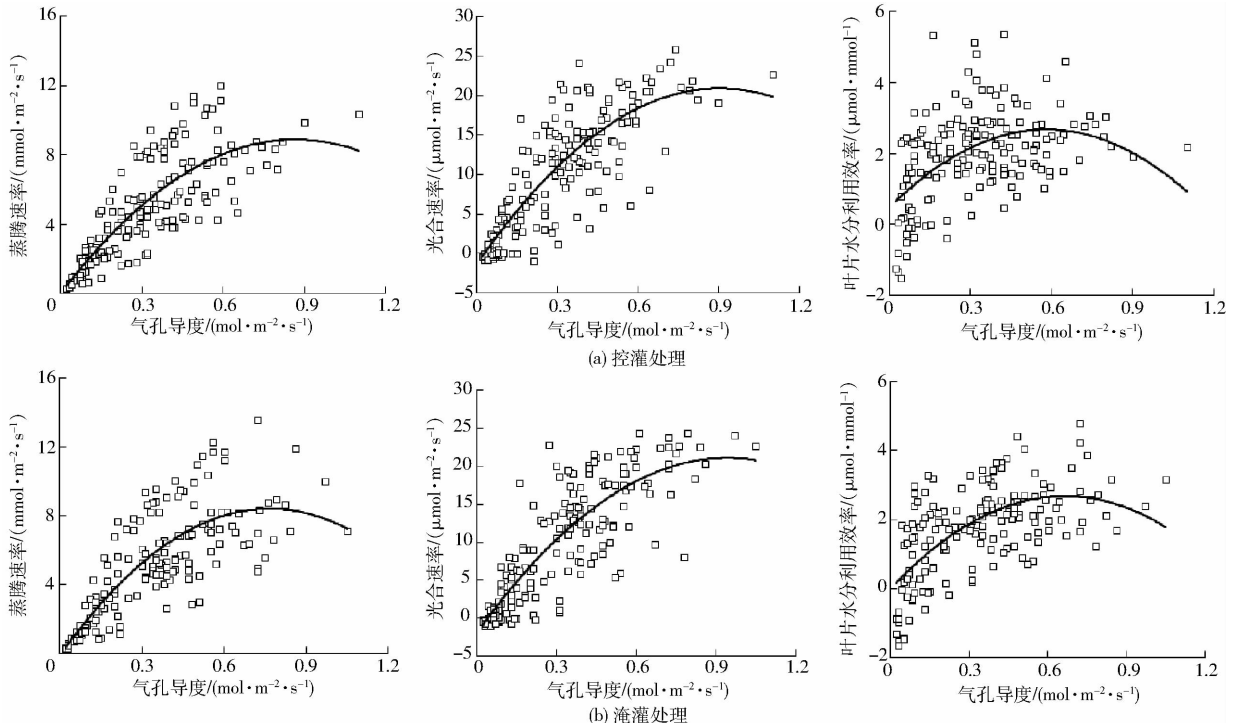


图 1 叶片气孔导度对蒸腾速率、光合速率和叶片水分利用效率的影响(2013 年)

Fig. 1 Effects of stomatal conductance on transpiration rate, photosynthetic rate and leaf water use efficiency (2013)

2 结果与分析

2.1 叶片水分利用效率影响因素

2.1.1 气孔调节与叶片水分利用效率的关系

气孔是植物与环境进行气体交换的重要通道,调节和控制着水分和 CO₂ 的进出,直接影响着植物的蒸腾和光合作用,因而气孔的状态势必会影响叶片水分利用效率。节水灌溉条件下,水稻叶片蒸腾速率(T_r)、光合速率(P_n)和叶片水分利用效率(LWUE)与气孔导度(G_s)均呈现良好的二次曲线关系(图 1、图 2、表 1)。在叶片 G_s 较小的阶段, T_r 、 P_n 和 LWUE 均随 G_s 的增加而增加,当 G_s 达到一定值之后, G_s 增加反而会导致 T_r 、 P_n 和 LWUE 不同程度下降,可见过高或过低的气孔导度均不利于水稻叶片尺度的水分高效利用。如表 1 所示,2013 年控灌处理下水稻叶片水分利用效率达到峰值时对应的气孔导度为 0.58 mol/(m²·s),低于淹灌处理的 0.69 mol/(m²·s);2014 年的试验也发现,控灌处理下水稻叶片水分利用效率达到峰值时对应的气孔导度为 0.54 mol/(m²·s),也低于淹灌处理的 0.59 mol/(m²·s)。可见控制灌溉条件下,水稻通过较低的气孔导度便可获得较优的叶片水分利用效率。

2.1.2 影响叶片水分利用效率的环境因素

叶片水分利用效率(LWUE)不仅受作物生理特性的影响,同时也受气象环境因素的影响,包括光合

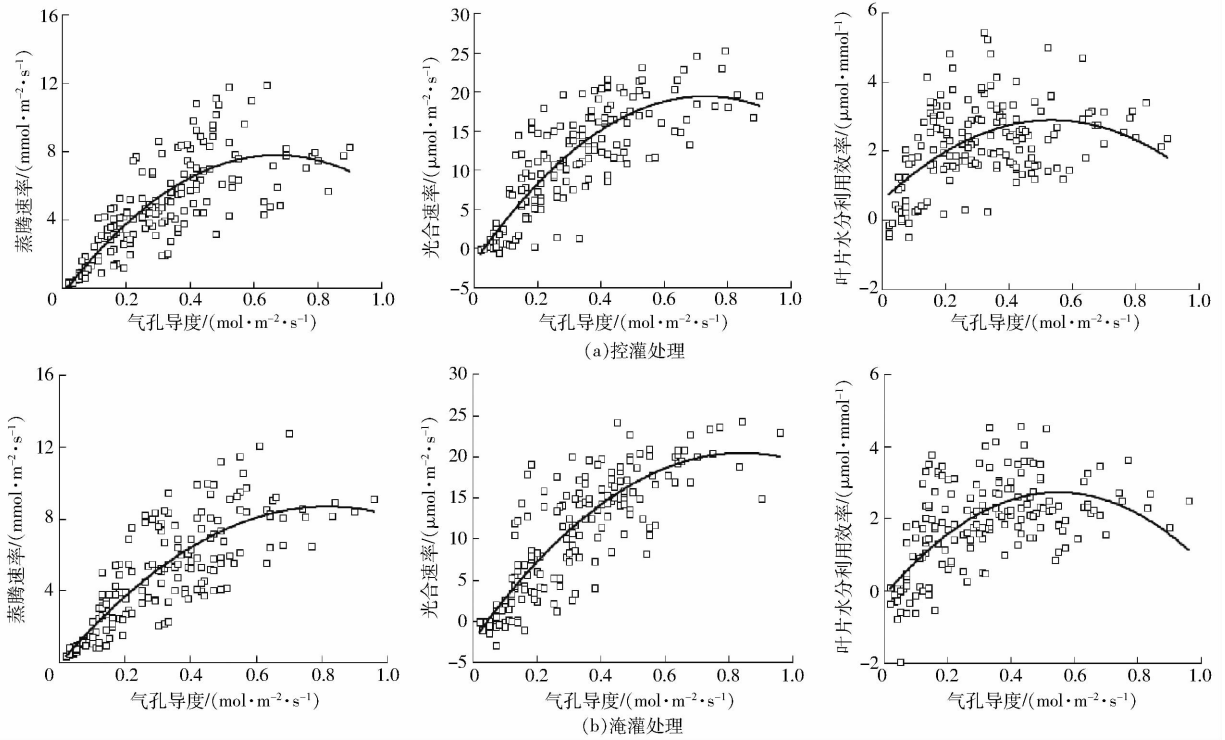


图2 叶片气孔导度对蒸腾速率、光合速率和叶片水分利用效率的影响(2014年)

Fig.2 Effects of stomatal conductance on transpiration rate, photosynthetic rate and leaf water use efficiency (2014)

表1 叶片气孔导度与蒸腾速率、光合速率和叶片水分利用效率的关系

Tab.1 Relationships between stomatal conductance and transpiration rate, photosynthetic rate and leaf water use efficiency

年份	处理	拟合方程	R^2	F	P	峰值
2013	控灌	$T_r = -11.811G_s^2 + 20.491G_s + 0.0137$	0.68	179.66	<0.01	0.85
		$P_n = -27.307G_s^2 + 49.317G_s - 1.3543$	0.68	184.02	<0.01	0.90
		$LWUE = -6.4733G_s^2 + 7.5211G_s + 0.4896$	0.26	30.13	<0.01	0.58
	淹灌	$T_r = -14.518G_s^2 + 22.268G_s - 0.1113$	0.55	128.15	<0.01	0.87
		$P_n = -25.845G_s^2 + 48.782G_s - 1.9171$	0.71	211.14	<0.01	0.94
		$LWUE = -6.0705G_s^2 + 8.0511G_s + 0.0139$	0.36	76.80	<0.01	0.69
2014	控灌	$T_r = -18.106G_s^2 + 24.299G_s - 0.335$	0.65	158.00	<0.01	0.67
		$P_n = -40.116G_s^2 + 58.416G_s - 1.796$	0.72	226.38	<0.01	0.73
		$LWUE = -8.05G_s^2 + 8.613G_s + 0.595$	0.27	32.17	<0.01	0.54
	淹灌	$T_r = -13.1G_s^2 + 21.426G_s - 0.066$	0.69	188.34	<0.01	0.82
		$P_n = -32.273G_s^2 + 54.264G_s - 2.323$	0.73	232.70	<0.01	0.84
		$LWUE = -9.474G_s^2 + 10.422G_s - 0.126$	0.40	85.08	<0.01	0.59

有效辐射量 (P_{ar})、气温 (T_a)、叶片温度 (T_l)、叶气温差 (ΔT)、大气 CO_2 浓度 (C_a)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、空气相对湿度 (R_h) 和土壤含水率 (θ) 等。由于 2013 年水稻生育期试验区的降水偏多, 控灌稻田土壤含水率在部分生育期未达到灌水下限阈值, 导致水分亏缺对水稻的影响并不明显, 因此选择 2014 年叶片水分利用效率较优的控灌试验处理, 分析水稻 LWUE 与影响因素之间的关系并确定高效 LWUE 范围。

采用因子分析法 (Factors analysis) 进行分析, 输出相关系数矩阵、规格化特征向量矩阵、特征值及所占百分率和累积百分率、主因子数、因子载荷矩阵等

(限于篇幅, 未给出详细过程)。由相关系数矩阵 (表 2) 看出, 自变量之间存在不同程度的相关性, 多数自变量之间均达到显著相关, 而因子分析正好能解决变量间的相关性, 实现降维。观察特征值及方差累积百分率, 确定提取因子特征值大于 0.9, 主因子数 $M=4$, 4 个主因子累积方差百分率 (累积贡献率) 达到 88.95%, 得到相应的因子载荷矩阵, 观察同一因子不同载荷的变量进行排序。第 1 个主因子主要由 T_a 、 T_l 和 ΔT 决定, 归类为温度因子; 第 2 个主因子由 C_i 和 C_a 决定, 归类为 CO_2 浓度因子; 第 3 个主因子由 R_h 和 θ 决定, 归类为水分因子; 第 4 个主因子由 P_{ar} 决定, 归类为光照因子。

表2 叶片水分利用效率与影响因素的相关系数矩阵

Tab. 2 Correlation coefficient matrix of leaf water use efficiency and impact factors

指标	LWUE	P_{ar}	T_a	T_l	ΔT	C_i	C_a	R_h	θ	G_s
LWUE	1	0.061	-0.584 **	-0.530 **	0.077	-0.299 **	0.04	0.569 **	0.225 **	0.065
P_{ar}	0.061	1	0.343 **	0.484 **	0.969 **	-0.632 **	-0.436 **	-0.213 *	0.024	0.372 **
T_a	-0.584 **	0.343 **	1	0.987 **	0.331 **	-0.374 **	-0.099	-0.399 **	-0.612 **	0.256 **
T_l	-0.530 **	0.484 **	0.987 **	1	0.478 **	-0.455 **	-0.162	-0.403 **	-0.571 **	0.302 **
ΔT	0.077	0.969 **	0.331 **	0.478 **	1	-0.624 **	-0.410 **	-0.183 *	-0.007	0.372 **
C_i	-0.299 **	-0.632 **	-0.374 **	-0.455 **	-0.624 **	1	0.468 **	0.306 **	0.082	-0.003
C_a	0.04	-0.436 **	-0.099	-0.162	-0.410 **	0.468 **	1	0.400 **	-0.313 **	-0.019
R_h	0.569 **	-0.213 *	-0.399 **	-0.403 **	-0.183 *	0.306 **	0.400 **	1	-0.229 **	0.234 **
θ	0.225 **	0.024	-0.612 **	-0.571 **	-0.007	0.082	-0.313 **	-0.229 **	1	-0.268 **
G_s	0.065	0.372 **	0.256 **	0.302 **	0.372 **	-0.003	-0.019	0.234 **	-0.268 **	1

注：** 表示在 $P < 0.01$ 水平显著相关，* 表示在 $P < 0.05$ 水平显著相关。

(1) 温度因子

第1主因子主要由 T_a 、 T_l 和 ΔT 决定，其贡献率为 39.19%，体现为“温度因子”。叶片水分利用效率与空气温度、叶片温度和叶气温差呈现一定的二次曲线关系(图3)。可以看出，维持较高的叶片水

分利用效率的空气温度范围为 26 ~ 33℃，叶片温度范围为 28 ~ 36℃，叶气温差范围为 0.8 ~ 2.0℃。过高或过低的空气温度、叶片温度和叶气温差均会导致叶片水分利用效率的降低。

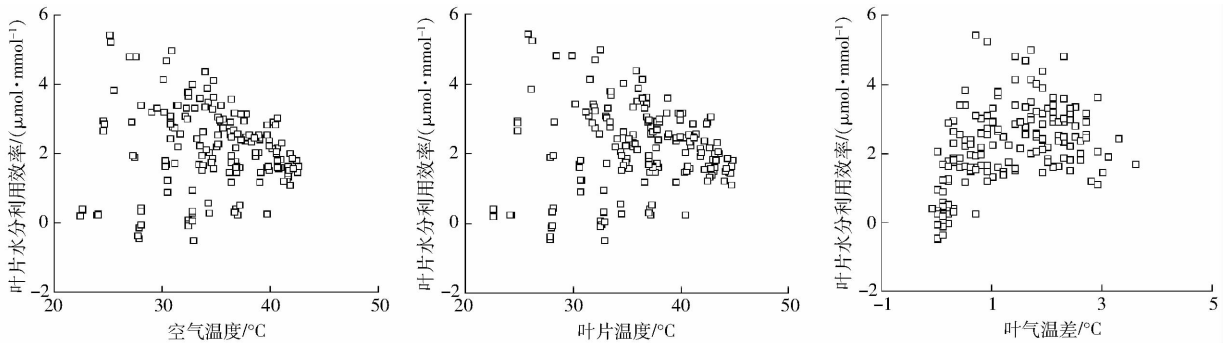


图3 温度因子对叶片水分利用效率的影响

Fig. 3 Effect of temperature factors on leaf water use efficiency

(2) CO₂浓度因子

第2个主因子由 C_a 和 C_i 决定，其贡献率为 22.94%，体现为“CO₂浓度因子”。其中叶片水分利用效率与空气 CO₂ 浓度呈现先升后降的关系(图4)，当空气 CO₂ 浓度超过 380 μmol/mol 后出现降低，维持高效水分利用效率的空气 CO₂ 浓度范围在 370 ~ 390 μmol/mol 之间。叶片水分利用效

率与胞间 CO₂ 浓度呈现负相关(图4)，维持高效水分利用效率的胞间 CO₂ 浓度范围在 180 ~ 300 μmol/mol 之间。当光合作用对胞间 CO₂ 浓度的消耗速率低于 CO₂ 进入胞间的速率，胞间 CO₂ 浓度出现上升，因此胞间 CO₂ 浓度的升高往往伴随着光合速率的下降，从而导致叶片水分利用效率的降低^[13]。

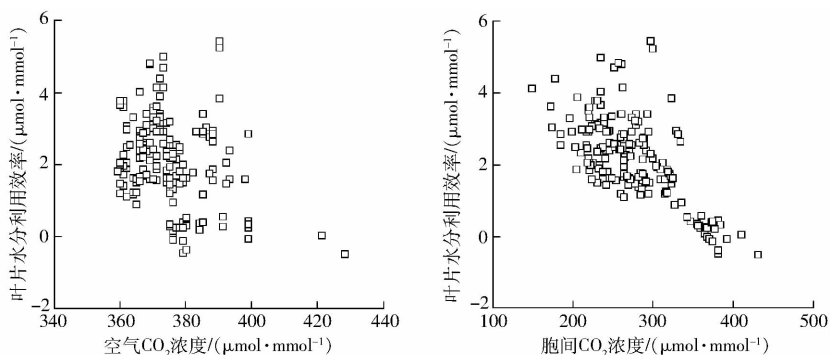


图4 CO₂浓度因子对叶片水分利用效率的影响

Fig. 4 Effect of CO₂ concentration factors on leaf water use efficiency

(3) 水分因子

第3个主因子由 R_h 和 θ 决定,其贡献率为 17.81%,归类为“水分因子”。叶片水分利用效率与空气相对湿度呈现良好的指数关系(图5)。值得注意的是,叶片水分利用效率低于 $1 \mu\text{mol}/\text{mmol}$ 的部分数据反而对应着较高的空气相对湿度(50%~60%),这些数据多是在多云天气或者傍晚 18:00 左右测量所得,此时较高的空气相对湿度伴随着较低的光合有

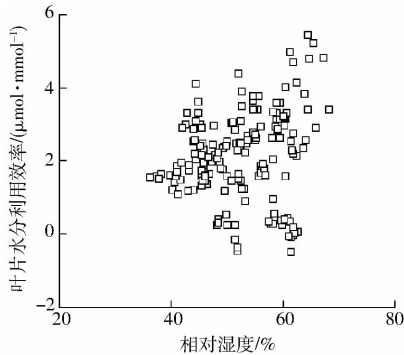


图5 水分因子对叶片水分利用效率的影响

Fig.5 Effect of water factors on leaf water use efficiency

(4) 光照因子

第4个主因子主要由 P_{ar} 决定,其贡献率为 9.01%,体现为“光照因子”。随着光合有效辐射量的增加,叶片水分利用效率呈现先增后降的变化趋势(图6),这是由于太阳辐射增强,光合作用加强,蒸腾加剧,当作物达到光饱和点后光合速率反而降低所引起的。可以看出,维持较高的叶片水分利用效率的光合有效辐射量范围为 $500 \sim 1\,200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,过高或过低均会导致叶片水分利用效率的降低。

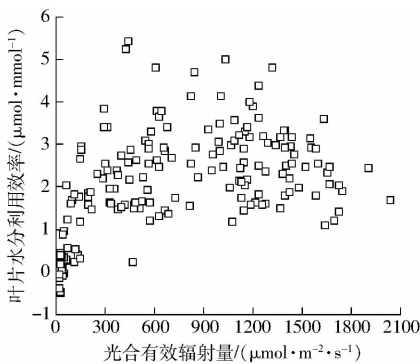


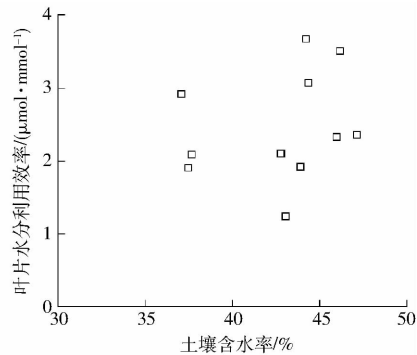
图6 光合有效辐射量对叶片水分利用效率的影响

Fig.6 Effect of photosynthesis available radiation on leaf water use efficiency

2.2 作物生理和环境因素对叶片水分利用效率的 通径分析

综合以上因素分析可知,叶片水分利用效率的变化是作物生理因素和环境因素共同作用的结果,这些因素是多重相关、互为消长的。采用传统多元回归分析中的最小二乘法建模会失去效应。本文采

效辐射量,光合速率的下降导致了较低的叶片水分利用效率。对比土壤含水率变化对叶片水分利用效率的影响关系发现(图4),总体上两者呈现一定的正相关关系,尤其是在土壤含水率为 42.5%~47.5% 时尤为明显,但是当土壤含水率下降至 37.5% 附近时,叶片水分利用效率高达 $2 \sim 3 \mu\text{mol}/\text{mmol}$,这主要是由于水分亏缺下节水灌溉水稻抑制作物蒸腾速率的同时仍能保持较高的光合速率所致。



用通径分析(Path analysis)方法^[14]建立叶片水分利用效率的回归方程并分析各影响因素的重要性。

2.2.1 回归方程的建立及检验

对试验资料进行正态性检验,资料数据满足正态性或近似正态性分布,回归和通径分析的结论可靠。用变量 F 显著性概率作为评判标准检验,评判进入值的标准值为 0.05,评判剔除值的标准值为 0.10,对叶片水分利用效率与各影响因素进行逐步回归分析,剔除对叶片水分利用效率没有显著效应的影响因素,最终确定胞间 CO_2 浓度(X_1)、相对湿度(X_2)、叶片温度(X_3)、气孔导度(X_4)、土壤含水率(X_5)、空气 CO_2 浓度(X_6)和光合有效辐射量(X_7) 7个因子为自变量,建立叶片水分利用效率(Y)在各因素上的回归方程为

$$Y = 1.112 - 0.022X_1 + 0.057X_2 - 0.122X_3 + 1.158X_4 + 0.04X_5 + 0.018X_6 + 0.0003X_7 \quad (2)$$

方程检验达极显著水平 ($F = 271.95$, $P < 0.01$),各偏回归系数检验均达极显著水平 ($P < 0.01$),模型决定系数 R^2 达 0.933,表明因变量变异中 93.3% 可由线性回归方程来解释,误差仅占 6.7%,回归效果良好,进行下一步叶片水分利用效率关于相关因子的通径分析是有意义的。

2.2.2 叶片水分利用效率的通径分析

根据确定的 7 个自变量 X_1 、 X_2 、 X_3 、 X_4 、 X_5 、 X_6 和 X_7 ,对因变量 Y 进行通径分析。所用统计指标包括指标间相关系数 r_{Yi} 、通径系数 P_{Yi} 、决定系数 d_{Yi} 和对回归方程 R^2 的总贡献率等。求解自变量 X_i 对因变

量 Y 的关于通径系数 P_{Yi} 正规方程组, 并计算因变量对于自变量的直接作用与间接作用(表 3)。计算各决定系数并按照绝对值排列进行对比, 并分析 7 个

自变量对回归方程估测可靠程度 R^2 总贡献率, 即计算 $r_{Yi}P_{Yi}$, 得到前 7 个和误差项的决定系数以及自变量对 R^2 总贡献率(表 4)。

表 3 各因子对叶片水分利用效率直接作用和间接作用

Tab. 3 Direct and indirect effects of impact factors on leaf water use efficiency

自变量	相关系数 r_{Yi}	直接作用 P_{Yi}	间接作用 P_{Yi}							总和
			通过 X_1	通过 X_2	通过 X_3	通过 X_4	通过 X_5	通过 X_6	通过 X_7	
X_1	-0.299	-0.900		0.144	0.298	-0.001	0.012	0.081	0.067	0.602
X_2	0.569	0.469	-0.275		0.264	0.055	-0.035	0.069	0.023	0.101
X_3	-0.530	-0.656	0.410	-0.189		0.071	-0.086	-0.028	-0.051	0.126
X_4	0.065	0.234	0.003	0.110	-0.198		-0.040	-0.003	-0.039	-0.169
X_5	0.225	0.151	-0.074	-0.107	0.375	-0.063		-0.054	-0.003	0.074
X_6	0.040	0.173	-0.421	0.188	0.106	-0.004	-0.047		0.046	-0.133
X_7	0.061	-0.106	0.569	-0.100	-0.318	0.087	0.004	-0.075		0.167

表 4 各因子对叶片水分利用效率决定系数和对 R^2 的总贡献率

Tab. 4 Determination coefficient and contribution to R^2 of impact factors on leaf water use efficiency

序号	项目	决定系数	项目	自变量对 R^2 的总贡献率
1	$d_{Y.1}$	0.810	$r_{Y1}P_{Y1}$	0.269
2	$d_{Y.1.3}$	-0.537	$r_{Y2}P_{Y2}$	0.267
3	$d_{Y.3}$	0.430	$r_{Y3}P_{Y3}$	0.348
4	$d_{Y.1.2}$	-0.258	$r_{Y4}P_{Y4}$	0.015
5	$d_{Y.2.3}$	0.248	$r_{Y5}P_{Y5}$	0.034
6	$d_{Y.2}$	0.220	$r_{Y6}P_{Y6}$	0.007
7	$d_{Y.1.6}$	-0.146	$r_{Y7}P_{Y7}$	-0.006
误差项	$d_{Y.e}$	0.067		

注: $d_{Y.i,j}$ 指自变量 i 和 j 对因变量 Y 的共同决定系数, $d_{Y.e}$ 指误差项 e 对因变量 Y 的决定系数。

根据通径分析, 初步得到以下结果: X_1 对 Y 的决定系数为 0.810, 位居各决定系数之首, 并且 X_1 对 R^2 的总贡献率为 0.269, 也位居各自变量对 R^2 总贡献率的次位, 表明胞间 CO_2 浓度是影响叶片水分利用效率的重要指标。 X_3 与 X_1 共同对 Y 的决定系数为 -0.537, 在各决定系数中位居第 2, 且 X_3 对 Y 的决定系数达到 0.430, 在各决定系数中位居第 3, 同时 X_3 对 R^2 的总贡献率为 0.348, 位居各自变量对 R^2 总贡献率的首位, 并且 X_3 对 Y 的直接作用(通径系数)为 -0.656, 通过其它因子对 Y 的间接作用仅为 0.126, 表明 X_3 对 Y 主要表现为负的直接作用。说明关注胞间 CO_2 浓度的同时, 还应注意叶片温度的变化, 叶片温度是影响叶片水分利用效率的重要因素, 保持较低的叶片温度有助于获得较高的叶片水分利用效率。 X_2 和 X_1 共同对 Y 的决定系数为 -0.258, 在各决定系数中位居第 4, 且 X_2 对 Y 的决定系数达到 0.220, 在各决定系数中位居第 6, 同时 X_2 对 R^2 的总贡献率为 0.267, 位居各自变量对 R^2 总贡献率的第 3 位, 并且 X_2 对 Y 的直接作用(通径系

数)为 0.469, 通过其它因子对 Y 的间接作用仅为 0.101, 表明 X_2 对 Y 主要表现为正的直接作用。说明关注胞间 CO_2 浓度和叶片温度的同时, 可以通过采取增加作物冠层空气湿度的措施, 达到提高叶片水分利用效率的目的。误差项(剩余项)对 Y 的决定系数为 0.067, 在各决定系数中位居第 10, 但其对 Y 的直接作用却达到 0.259, 表明试验中存在一定的误差, 或者是其它影响叶片水分利用效率的因素在本次通径分析中未被考虑到。气孔导度 X_4 、土壤含水率 X_5 、空气 CO_2 浓度 X_6 和光合有效辐射量 X_7 的通径系数较小, 对叶片水平下的水分利用效率影响较小, 光合有效辐射量对叶片水分利用效率的间接作用为 0.167, 直接作用为 -0.106, 表明 X_7 对 Y 主要表现为正的间接作用, 并且 X_7 对 R^2 的总贡献率为 -0.006, 在所有因子中最低, 因此光合有效辐射量不是影响叶片水分利用效率的主要因素。

3 讨论

节水灌溉条件下, 叶片气孔导度增大, 蒸腾失水加剧, 作物通过关闭部分气孔来抵御外界胁迫, 从而导致蒸腾速率的下降, 并且较高的气孔导度对应于较强的太阳辐射状况, 强光下会产生一定程度光抑制现象, 进而影响作物光合作用^[15-16]。因此, 随着气孔导度的不断增大, 叶片的光合速率和蒸腾速率均有所下降, 但是由于蒸腾速率对干旱的响应程度高于光合速率, 光合速率即使在适度干旱条件下仍能保持相对较高水平, 因此, 节水灌溉水稻能够维持较高的叶片水分利用效率, 这和已有的研究结果相近^[17-19]。

一般认为叶片水分利用效率与光合速率呈正比关系, 与蒸腾速率呈反比, 而光合速率与光合有效辐射量密切相关, 蒸腾速率受气孔导度的影响^[5,20], 这

与本文的研究结果存在一定的差异。控制灌溉稻田水稻胞间 CO_2 浓度、叶片温度和相对湿度对叶片水分利用效率的影响较大,尤其是胞间 CO_2 浓度的影响最大,它们的变化会引起叶片水分利用效率的明显变化。而空气 CO_2 浓度和光合有效辐射量对叶片水分利用效率的决定系数较小,且光合有效辐射量的贡献率最低。实际上胞间 CO_2 浓度的变化是通过光合有效辐射激发作物进行光合作用的结果导致的,光合有效辐射量是引起其它因素(如空气温度、叶片温度、气孔导度、相对湿度和土壤含水率等)变化的主要因素。本文的通径分析也验证了这一点,光合有效辐射量对叶片水分利用效率的间接作用要高于直接作用,说明光合有效辐射通过引起其它生理因素和环境因素的变化来间接影响叶片水分利用效率。战领等^[21]采用统计分析方法分析玉米生长期饱和水汽压差和光合有效辐射量对水分利用效率的影响,研究表明水分利用效率与光合有效辐射量无显著相关性。蔡甲冰等^[7]对冬小麦的研究结果同样显示,在考虑叶片水分利用效率最高的前提下,对于适宜水分处理来说,主要影响叶片水分利用效率的因素不是光合有效辐射量、空气水汽压差、气孔导度等,而是土壤含水率起到决定因素。这与本文的部分研究结果一致,但是在本研究中土壤含水率并非叶片水分利用效率的决定因素,而是胞间 CO_2 浓度、叶片温度和相对湿度这几个因素。这可能是由于作物种类、土壤水分管理措施的差异所致。此外,在通径分析中误差项(剩余项)对叶片水分利用效率的直接作用达到 0.259,也表明试验中存在一定的误差,或者是其它对叶片水分利用效率影响较大的因素在本次通径分析中未被考虑到。因此,

在使用通径分析进行类似问题分析时,应尽可能考虑所有的影响因素,并具备较完备的样本,才能取得更为精确的分析结果。

4 结论

(1)控制灌溉水稻叶片水分利用效率与空气温度、叶片温度、叶气温差、空气 CO_2 浓度和光合有效辐射量呈现出二次曲线关系,与胞间 CO_2 浓度呈现负相关关系,与土壤含水率呈现正相关关系,与相对湿度呈现指数关系。

(2)由空气温度、叶片温度、叶气温差组成的“温度因子”对叶片水分利用效率的贡献率达 39.19%;由空气 CO_2 浓度和胞间 CO_2 浓度组成的“ CO_2 浓度因子”的贡献率为 22.94%;由相对湿度和土壤含水率组成的“水分因子”贡献率为 17.81%;由光合有效辐射量组成的“光照因子”贡献率为 9.01%。

(3)建立了控制灌溉水稻叶片水分利用效率回归方程,并基于通径分析理论对各影响因素进行了分析,结果显示主要影响控灌水稻叶片水分利用效率的因素不是光合有效辐射量、气孔导度和土壤含水率等,而是胞间 CO_2 浓度、叶片温度和相对湿度等。

(4)通过因子分析和通径分析得出的叶片水分利用效率及其影响因素的相关关系具有重要的应用参考价值,尤其是节水灌溉稻田在考虑叶片水分利用效率最优的目标时,灌溉决策指标要优先注意重要影响因素的变化,基于此可以指导多指标精量控制灌溉决策。后续的试验和研究中还需要从光合作用和蒸腾作用机理上建立更为合理的叶片水分利用效率耦合关系模型。

参 考 文 献

- 1 山仑,陈培元. 旱地农业生理生态基础[M]. 北京:科学出版社,1998:233-246.
- 2 康绍忠,杜太生,孙景生,等. 基于生命需水信息的作物高效节水调控理论与技术[J]. 水利学报,2007,38(6):661-667.
KANG Shaozhong, DU Taisheng, SUN Jingsheng, et al. Theory and technology of improving irrigation water use efficiency based on crop growing water demand information [J]. Journal of Hydraulic Engineering, 2007, 38(6): 661-667. (in Chinese)
- 3 SUN Y J, MA J, SUN Y Y, et al. The effects of different water and nitrogen managements on yield and nitrogen use efficiency in hybrid rice of China [J]. Field Crops Research, 2012, 127: 85-98.
- 4 曹生奎,冯起,司建华,等. 植物叶片水分利用效率研究综述[J]. 生态学报,2009,29(7):3882-3892.
CAO Shengkui, FENG Qi, SI Jianhua, et al. Summary on the plant water use efficiency at leaf level [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3882-3892. (in Chinese)
- 5 王建林,于贵瑞,房全孝,等. 不同植物叶片水分利用效率对光和 CO_2 响应与模拟[J]. 生态学报,2008,28(2):525-533.
WANG Jianlin, YU Guirui, FANG Quanxiao, et al. Responses of water use efficiency of nine plant species to light and CO_2 and its modeling [J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(2): 525-533. (in Chinese)
- 6 隋媛媛,于海业,杨昊谕,等. 基于激光激发叶绿素荧光分析的叶片水分利用效率模型[J]. 农业机械学报,2011,42(3):188-191.
SUI Yuanyuan, YU Haiye, YANG Haoyu, et al. Model of water use efficiency of leaves based on laser induced chlorophyll fluorescence analysis technique [J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2011, 42(3): 188-191. (in Chinese)

- 7 蔡甲冰,刘钰,许迪,等.基于通径分析原理的冬小麦缺水诊断指标敏感性分析[J].水利学报,2008,39(1):83-90.
CAI Jiabing, LIU Yu, XU Di, et al. Sensitivity analysis on water deficit indicator of winter wheat based on path analysis theory [J]. Journal of Hydraulic Engineering, 2008, 39(1): 83-90. (in Chinese)
- 8 裴冬,孙振山,陈四龙,等.水分调亏对冬小麦生理生态的影响[J].农业工程学报,2006,22(8):68-72.
PEI Dong, SUN Zhenshan, CHEN Silong, et al. Effects of water stress on physiological and agronomic features of winter wheat [J]. Transactions of the CSAE, 2006, 22(8): 68-72. (in Chinese)
- 9 吴英姿,胡继超,张雪松,等.环境因子对水稻叶片水分利用效率的影响[J].江苏农业科学,2014,42(5):79-82.
WU Yingzi, HU Jichao, ZHANG Xuesong, et al. Effects of environmental factors on leaf water use efficiency of rice [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2014, 42(5): 79-82. (in Chinese)
- 10 彭世彰,徐俊增.水稻控制灌溉理论与技术[M].南京:河海大学出版社,2011.
- 11 DOBERMANN A, WITT C, DAWE D, et al. Site-specific nutrient management for intensities rice cropping systems in Asia [J]. Field Crops Research, 2002, 74(1): 37-66.
- 12 彭世彰,徐俊增,黄乾,等.控制灌溉水稻叶片水平的水分利用效率试验研究[J].农业工程学报,2006,22(11):47-52.
PENG Shizhang, XU Junzeng, HUANG Qian, et al. Experimental study on leaf water use efficiency of paddy rice under controlled irrigation [J]. Transactions of the CSAE, 2006, 22(11): 47-52. (in Chinese)
- 13 李全起,沈加印,赵丹丹.灌溉频率对冬小麦产量及叶片水分利用效率的影响[J].农业工程学报,2011,27(3):33-36.
LI Quanqi, SHEN Jiayin, ZHAO Dandan. Effect of irrigation frequency on yield and leaf water use efficiency of winter wheat [J]. Transactions of the CSAE, 2011, 27(3): 33-36. (in Chinese)
- 14 李春喜.生物学统计[M].北京:科学出版社,2008.
- 15 WEI L Y, HUANG Y Q, LI X K, et al. Effects of soil water on photosynthetic characteristics and leaf traits of *Cyclobalanopsis glauca* seedlings growing under nutrient-rich and-poor soil [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 160-165.
- 16 何海兵,武立权,杨茹,等.干旱区控制灌溉下水稻光合特性与蒸腾效率研究[J/OL].农业机械学报,2016,47(9):186-193. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=20160927&flag=1. DOI: 10.6041/j.issn.1000-1298.2016.09.027.
HE Haibing, WU Liqun, YANG Ru, et al. Photosynthesis characteristics and transpiration efficiency of rice plants under controlled irrigation technology in arid region [J/OL]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2016, 47(9):186-193. (in Chinese)
- 17 IERNA A, MAUROMICALE G. Physiological and growth response to moderate water deficit of off-season potatoes in a Mediterranean environment [J]. Agricultural Water Management, 2006, 82(1-2): 193-209.
- 18 WANG Z C, KANG S Z, JENSEN C R, et al. Alternate partial root-zone irrigation reduces bundle-sheath cell leakage to CO₂ and enhances photosynthetic capacity in maize leaves [J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(3): 1145-1153.
- 19 武阳,王伟,赵智,等.调亏灌溉对香梨叶片光合速率及水分利用效率的影响[J/OL].农业机械学报,2012,43(11):80-86. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=20121115&flag=1. DOI: 10.6041/j.issn.1000-1298.2012.11.015.
WU Yang, WANG Wei, ZHAO Zhi, et al. Photosynthesis rate and leaf water use efficiency of Korla fragrant pear tree under regulated deficit irrigation [J/OL]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2012, 43(11): 80-86. (in Chinese)
- 20 LI Q Q, DONG B D, QIAO Y Z, et al. Root growth, available soil water, and water-use efficiency of winter wheat under different irrigation regimes applied at different growth stages in North China [J]. Agricultural Water Management, 2010, 97(10): 1676-1682.
- 21 战领,杨汉波,雷慧闽.基于通量观测数据的玉米水碳交换量及水分利用效率分析[J].农业工程学报,2016,32(增刊1):88-93.
ZHAN Ling, YANG Hanbo, LEI Huimin. Analysis of corn water consumption, carbon assimilation and ecosystem water use efficiency based on flux observations [J]. Transactions of the CSAE, 2016, 32(Supp.1): 88-93. (in Chinese)