

旱涝交替胁迫对水稻荧光参数与光合特性的影响

俞双恩¹ 刘子鑫¹ 高世凯² 王 梅¹ 丁继辉¹

(1. 河海大学农业工程学院, 南京 210098; 2. 华北水利水电大学水利学院, 郑州 450045)

摘要: 为探明控制灌排条件下旱涝交替胁迫对水稻不同生育阶段荧光参数和光合特性的影响,以农田水位为调控技术指标,采用蒸渗测坑进行水稻栽培试验,在分蘖期、拔节孕穗期、抽穗开花期、乳熟期分别设置先旱后涝胁迫(HZL)、先涝后旱胁迫(LZH)2种旱涝交替胁迫模式,测定叶片相对叶绿素含量(SPAD)、主要荧光参数及光合指标的变化。结果表明,旱涝交替胁迫会减少SPAD,其中HZL处理产生的抑制作用更强;分蘖期、拔节孕穗期旱涝交替胁迫光能转化效率、光化学淬灭系数、最大潜在电子传输速率、光饱和点、净光合速率、潜在水分利用效率等荧光参数和光合指标可以恢复甚至超过对照水平,而在抽穗开花期、乳熟期产生不可逆的影响;旱涝交替胁迫下蒸腾速率、气孔导度分别在分蘖期、乳熟期受到抑制,拔节孕穗期得到促进;HZL处理提高了非光化学淬灭系数,其他主要荧光参数和光合指标 HZL 低于 LZH 处理。水稻分蘖期、拔节孕穗期 LZH 处理对光合作用的补偿作用更大,抽穗开花期、乳熟期 HZL 处理对光合作用的抑制作用较 LZH 处理更明显,因此,在水稻生育后期应尽量避免重度的旱涝交替胁迫,尤其要避免发生旱涝急转。

关键词: 水稻; 控制灌排; 旱涝交替胁迫; 荧光参数; 光合特性

中图分类号: S274.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1298(2019)12-0304-09

Effects of Waterlogging and Drought Alternative Stress Patterns on Fluorescence Parameters and Photosynthetic Characteristics of Rice

YU Shuang'en¹ LIU Zixin¹ GAO Shikai² WANG Mei¹ DING Jihui¹

(1. College of Agricultural Engineering, Hohai University, Nanjing 210098, China

2. School of Water Conservancy, North China University of Water Resources and Electric Power, Zhengzhou 450045, China)

Abstract: In order to study the effects of waterlogging and drought alternative patterns on fluorescence parameters and photosynthetic characteristics of rice at different growth stages under controlled irrigation and drainage condition, pit rice planting experiments were performed by taking farmland water level as the control index. Two alternative patterns of waterlogging and drought were set up: waterlogging after drought (HZL) and drought after waterlogging (LZH) in the tillering stage, the jointing and booting stage, the heading and flowering stage and the milky maturity stage. And the relative chlorophyll content (SPAD), fluorescence parameters and photosynthetic indicators were observed. The results showed that alternate waterlogging and drought stress reduced SPAD, and HZL treatment produced stronger inhibition. Fluorescence parameters and photosynthetic indicators of alternate waterlogging and drought stress, including the light energy conversion efficiency, photosynthetic quenching coefficient, maximum potential electron transfer rate, light saturation point, net photosynthetic rate, optional water use efficiency in the tillering stage and the jointing and booting stage can restore or even exceed the control level, in the flowering stage and milk stage had irreversible effects. Transpiration rate and stomatal conductance were inhibited respectively in the tillering stage and the milky stage, and promoted in the jointing stage. HZL treatment improved non-photochemical quenching coefficient, and other major fluorescence parameters and photosynthetic index of HZL were lower than LZH treatment. LZH treatment in the tillering stage and jointing stage was more effective in compensating for photosynthesis. The inhibition of photosynthesis of HZL treatment in the heading and flowering stage was more obvious than

that of LZH treatment. Therefore, alternate waterlogging and drought stress should be avoided in the late growth stage of rice, especially drought turned to waterlogging sharply.

Key words: rice; controlled irrigation and drainage; alternate waterlogging and drought; fluorescence parameter; photosynthetic characteristics

0 引言

水稻是我国重要的粮食作物之一。水资源紧缺是限制我国水稻面积发展的主要因素,不合理的灌溉制度不仅会造成水资源浪费、水稻减产,甚至会形成农业面源污染,破坏生态环境。水稻控制灌排技术具有节水、减排、高产、控污效应^[1-4]。水稻控制灌排技术的要点是,在灌溉期稻田处于干湿交替的环境,雨季稻田滞蓄一定深度的水层。因此进行旱涝交替胁迫机理研究对完善控制灌排理论体系具有重要意义^[5-6]。

植物 90% 以上的干物质累积和产量形成来自叶片光合作用,光合速率、蒸腾速率等指标对水分胁迫响应灵敏,光合作用在植物应对水分胁迫领域的研究极为重要^[7-9]。叶绿素荧光技术是以叶绿素荧光特性作为植物光合的有效探针,可以迅速、准确、无损伤地监测环境胁迫状态下植物光合特性,近年来被广泛应用于植物应对水分胁迫响应的研究^[10-12]。通常认为,旱涝胁迫会对水稻光合作用产生抑制作用:ASHRAF 等^[13]认为,干旱、淹涝胁迫可以通过降低光合色素含量、光系统活性、CO₂ 传输水平而抑制光合能力;还有学者发现,干旱条件下水稻叶片净光合速率显著降低,且干旱胁迫越严重,对水稻光合作用的抑制作用越大^[14-15]。也有研究认为,适度进行水分胁迫在一定条件下可以促进水稻光合作用,尤其在恢复正常水分条件时可能产生补偿效应:杨伟利等^[16]研究发现,短时轻涝下水稻叶片出现光合补偿效应;甄博等^[17]研究发现,分蘖期轻度旱涝交替胁迫可以提高水稻叶片中叶绿素含量,增强植株光合能力;郝树荣等^[18]认为,水稻生育前期轻度干旱胁迫后复水可以使水稻后期保持较大光合面积。俞双恩等^[19]认为,农田水位可以作为水稻控制灌排的调控指标,但以农田水位作为旱涝交替胁迫指标对水稻不同生育阶段叶绿素荧光动力学特性与光合指标的影响研究相对较少。

本文以农田水位作为水稻旱涝胁迫调控技术指标,采用蒸渗测坑控制试验,研究控制灌排条件下旱涝交替胁迫对水稻荧光动力学参数和光合特性的影响,揭示控制灌排条件下旱涝交替胁迫下的水稻生理响应规律,为研究控制灌排条件下作物生理特性和水分胁迫响应机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验于 2016 年 6—10 月在河海大学南方地区高效灌排与农业水土环境教育部重点实验室江宁校区节水园区试验场(31°54'N,118°46'E)进行。试验场处于亚热带湿润性气候区,平均气温 15.7℃,平均降雨量 1 021.3 mm,平均蒸发量 900 mm,年无霜期 224 d,日照时数 2 017.2 h。试验在固定式蒸渗仪测坑内进行,测坑规格为 2.5 m×2.0 m×2.0 m(长×宽×深),呈南北向 2 排布置,每排 16 个,共计 32 个,2 排测坑中间设地下廊道,地面设 2 节轨道式电动移动挡雨棚,可根据试验要求进行实时打开或关闭,以准确调控农田水位。测坑内填土为黏壤土,0~30 cm 土层土壤容重为 1.46 g/cm³,孔隙度为 44.97%,田间持水率为 25.3%(质量含水率),pH 值为 6.97,有机质质量比为 21.9 g/kg,全氮质量比为 0.91 g/kg,速效氮质量比为 27.7 mg/kg,全磷质量比为 0.32 g/kg,速效磷质量比为 12.5 mg/kg。

1.2 试验设计

供试水稻为南粳 9108,5 月 20 日泡种,5 月 22 日催芽,5 月 24 日播种,6 月 20 日对蒸渗仪测坑翻耕、泡田、施肥、整平,6 月 24 日移栽,栽种密度为 153 穴/测坑(30.6 穴/m²),每穴 3 株籽苗。

试验采用双因素试验,即旱涝交替胁迫的阶段:分蘖期、拔节期、抽穗开花期、乳熟期;旱涝交替胁迫的模式:先旱后涝、先涝后旱。共设置 8 种处理,如表 1 所示。先旱后涝(HZL)处理,是在生育阶段开始(分蘖期在分蘖开始后 7 d)自然耗干田面水层,以田面无水层当日作为受旱起始日,自然耗水至旱胁迫下限后,立即灌水至涝胁迫上限,之后让其其自然消退至控制灌排的灌水下限,再按对照(CK)处理水位调控方案进行控制灌排;先涝后旱(LZH)处理,是在生育阶段开始(分蘖期在分蘖开始后 7 d)即灌水至涝胁迫上限,让其其自然消退,受涝胁迫 5 d 后排干田面水层,自然耗水至旱胁迫下限,然后灌水至控制灌排的灌水上限,之后按照 CK 处理水位调控方案进行灌排。所有处理,田面有水层时通过测坑底部排水孔保持 2 mm/d 的渗漏量,田面无水层时不进行底部排水。除水位调控外,本试验各处理其他农艺措施相同。

表 1 测坑水位调控试验处理设计

Tab.1 Design of water level control tests on pits

处理	mm			
	各生育阶段调控水位			
	分蘖期 (7 月 1— 31 日)	拔节孕穗期 (8 月 1— 17 日)	抽穗开花期 (8 月 18 日— 9 月 5 日)	乳熟期 (9 月 6— 30 日)
CK	-200 ~ 30	-300 ~ 30	-200 ~ 30	-300 ~ 30
HZL-1	-500 ~ 150	-300 ~ 30	-200 ~ 30	-300 ~ 30
HZL-2	-200 ~ 30	-500 ~ 250	-200 ~ 30	-300 ~ 30
HZL-3	-200 ~ 30	-300 ~ 30	-500 ~ 250	-300 ~ 30
HZL-4	-200 ~ 30	-300 ~ 30	-200 ~ 30	-500 ~ 250
LZH-1	150 ~ -500	-300 ~ 30	-200 ~ 30	-300 ~ 30
LZH-2	-200 ~ 30	250 ~ -500	-200 ~ 30	-300 ~ 30
LZH-3	-200 ~ 30	-300 ~ 30	250 ~ -500	-300 ~ 30
LZH-4	-200 ~ 30	-300 ~ 30	-200 ~ 30	250 ~ -500

注:农田水位以田面为“0”,正值表示田面水层深度,负值表示地下水埋深;“CK”表示对照处理,负值表示灌水下限,正值表示灌水上限;“HZL”表示旱涝处理,“LZH”表示涝旱处理,“HZL-1”表示在分蘖期进行先旱后涝胁迫,以此类推;在旱涝交替胁迫阶段,负值表示旱胁迫下限,正值表示涝胁迫上限。

1.3 快速荧光响应曲线模型

叶绿素 a 快速荧光响应曲线与光合响应曲线具有较高的一致性^[20]。应用非直角双曲线模型^[21]模拟控制灌排条件下旱涝交替水稻叶片叶绿素快速荧光响应特征,可以得到不同水位调控条件下典型生育阶段水稻叶片潜在最大电子传输速率 $E_{\max}$ ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)、表观量子效率 α ($\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$)、快速荧光响应曲线曲率 θ (无量纲)等特征指标。并对曲线初始部分进行线性回归,回归直线与潜在最大电子传输速率水平线的交点为光饱和点 (LSP, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)。电子传输速率 (ETR) 计算式为

$$L_{\text{ETR}} = \frac{\alpha L_{\text{PAR}} + E_{\max} - \sqrt{(\alpha L_{\text{PAR}} + E_{\max})^2 - 4\theta\alpha L_{\text{PAR}} E_{\max}}}{2\theta}$$

式中 L_{PAR} ——光合有效辐射通量密度, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$

1.4 测试指标与方法

每个处理分别随机选取 3 穴非测坑边缘的水稻主茎进行挂牌标号,分别在 HZL 处理涝胁迫 5 d 后、LZH 处理旱胁迫结束后选择无云或少云的晴天 09:30—10:30,测定叶绿素、光合等指标,同时同步测定 CK 处理的相关指标。测定叶位为:分蘖期、拔节孕穗期水稻最新展开叶中部,抽穗开花期、乳熟期水稻穗叶中部。

使用 SPAD-502 型叶绿素计测定水稻叶片的相对叶绿素含量 (SPAD),选择待测水稻叶片 1/2 处及其上下 3 cm 的位置进行测定,以测定的叶位 SPAD 的平均值作为该处理水稻叶片的 SPAD 值。

使用 MINI-PAM-II 型超便携式调制叶绿素荧

光仪测定水稻叶片光能转化效率 F_v/F_m 、光化学淬灭系数 q_p 、非光化学淬灭系数 q_N 等指标和快速荧光曲线。测量时将叶夹夹在叶片中部,测定前叶片暗适应 15 min,再将光纤传感器插入叶夹,抽开叶夹上的遮光片,开启叶绿素荧光诱导曲线和快速荧光响应曲线功能。测定快速荧光响应曲线时利用仪器自带光量子探头和热电偶记录光合有效辐射通量密度 (PAR),分别设定 1 500、1 150、850、650、450、300、200、150、100、70、50、0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 共计 12 个梯度下水稻叶片电子传输速率 (ETR),每个光强梯度下测定持续时间为 10 s。

使用 LI-6400 型便携式光合仪测定水稻净光合速率 P_n 、蒸腾速率 T_r 、气孔导度 G_s 和潜在水分利用效率 WUE_q 等指标。

1.5 数据处理与分析方法

采用 Excel 2016 进行数据统计,OriginPro 2019 进行图形绘制和曲线拟合,SPSS 25.0 进行处理,依据 LSD 方法进行显著性分析 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 旱涝交替胁迫对水稻叶片 SPAD 的影响

叶片相对叶绿素含量与其叶绿素含量之间具有明显正相关关系^[22],水稻不同生育阶段旱涝交替胁迫对叶片 SPAD 的影响见表 2。由表可知,2 种旱涝交替胁迫模式均降低了叶片 SPAD,先旱后涝胁迫的降幅更大,HZL-1、HZL-2、HZL-3 处理较 CK 分别显著 ($P < 0.05$) 降低 8.3%、7.3%、3.9%,这种抑制效果随生育期的推进逐渐减小;相应地,先涝后旱胁迫水稻 SPAD 整体上低于 CK,在拔节孕穗期达到显著 ($P < 0.05$) 水平。

表 2 旱涝交替胁迫下水稻叶片的 SPAD

Tab.2 Effects of alternate waterlogging and drought stresses on SPAD of rice leaves

处理	分蘖期	拔节孕穗期	抽穗开花期	乳熟期
CK	43.46 ^a	48.09 ^a	46.50 ^a	38.09 ^a
HZL	39.85 ^b	44.59 ^b	44.67 ^b	37.57 ^a
LZH	42.28 ^{ab}	45.73 ^b	46.32 ^a	39.98 ^a

注:同列不同字母表示同一生育阶段不同处理间差异显著 ($P < 0.05$),下同。

2.2 旱涝交替胁迫对水稻荧光动力学参数的影响

2.2.1 水稻叶片 F_v/F_m 对旱涝交替胁迫的响应

F_v/F_m 是叶绿素 PS II 反应中心最大光化学量子产量,反映 PSII 反应中心内的光能转化效率^[11]。由图 1 (图中不同小写字母表示同一生育阶段不同处理间差异显著 ($P < 0.05$),下同) 可以看出,各处理水稻叶片 F_v/F_m 在不同生育阶段均表现出倒“V”形

变化趋势,在拔节孕穗期达到峰值。分蘖期 2 种旱涝交替胁迫均增加了水稻叶片 F_v/F_m ,其中 LZH-1 处理显著($P < 0.05$)高出 CK 4.95%。相应地,其他生育阶段先旱后涝胁迫与 CK 相比,HZL-2、HZL-3、HZL-4 处理叶片 F_v/F_m 显著($P < 0.05$)降低了 4.56%、5.98%、4.83%,先旱后涝胁迫只有 LZH-3 处理较 CK 差异显著($P < 0.05$),产生了 3.32% 的降幅。对比同一生育阶段不同旱涝交替模式可以发现,先涝后旱胁迫较先旱后涝胁迫水稻叶片 F_v/F_m 高出 2.01%~4.22%。

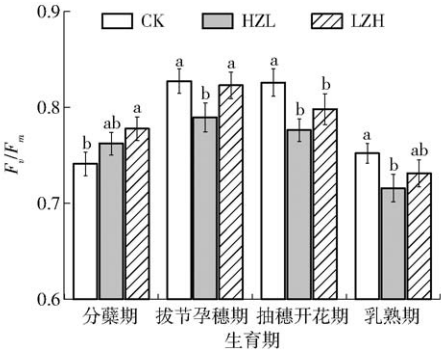


图 1 旱涝交替胁迫下水稻叶片 F_v/F_m 的变化

Fig. 1 Changes of F_v/F_m of rice leaves under alternate waterlogging and drought stresses

2.2.2 水稻叶片 q_p 、 q_N 对旱涝交替胁迫的响应

光化学淬灭系数 q_p 用于描述 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,反映 PS II 反应中心的开放程度^[11]。由图 2a 可以看出, q_p 整体

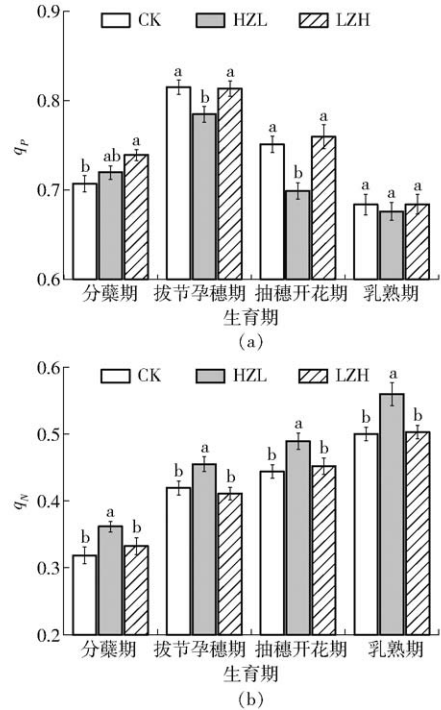


图 2 旱涝交替胁迫下水稻叶片 q_p 、 q_N 的变化

Fig. 2 Changes of q_p and q_N of rice leaves under alternate waterlogging and drought stresses

表现趋势与 F_v/F_m 相似,随水稻生长发育也呈现出倒“V”形趋势,于拔节孕穗期达到峰值。HZL-1 处理 q_p 较 CK 提高 1.79%,HZL-2、HZL-3 处理分别显著($P < 0.05$)降低 3.72%、6.92%,HZL-4 处理较 CK 无显著差别;LZH-1 处理 q_p 较 CK 显著($P < 0.05$)提高 4.53%,LZH-2、LZH-3、LZH-4 处理对 q_p 影响不大。对比处理间差异,先涝后旱胁迫模式较先旱后涝胁迫模式水稻叶片 q_p 提高了 1.18%~8.68%。

非光化学淬灭系数 q_N 反映植物将多余光能以热量形式消散的能力,是光合系统的自我保护机制^[11]。分析图 2b 可知,随着水稻的生长发育,水稻叶片 q_N 逐渐提高。先旱后涝胁迫在全生育期对水稻叶片 q_N 影响显著,HZL-1、HZL-2、HZL-3、HZL-4 处理 q_N 较 CK 显著($P < 0.05$)产生 8.50%~12.60% 的增幅,而先涝后旱胁迫对其影响不显著。

2.3 旱涝交替胁迫对水稻叶片快速荧光响应特征的影响

2.3.1 水稻叶片快速荧光响应曲线对旱涝交替胁迫的响应

不同生育阶段旱涝交替胁迫下水稻叶片快速荧光响应曲线见图 3,弱光下叶片 PS II 反应中心对光照强度的变化响应敏感,ETR 随 PAR 的增加逐渐增大。当 PAR 处于 400~800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间时,ETR 增速逐渐变小。PAR 大于 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后,ETR 趋于平稳。由图 3 可知,分蘖期(图 3a)和拔节孕穗期(图 3b)在 PAR 大于 400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,旱涝交替胁迫下叶片快速荧光响应曲线均优于 CK;相对而言,抽穗开花期(图 3c)和乳熟期(图 3d)旱涝交替胁迫叶片快速荧光响应曲线低于 CK。分析 2 种旱涝交替胁迫模式发现,相同光照强度条件下,先旱后涝胁迫水稻叶片电子传输速率明显高于先涝后旱胁迫。

2.3.2 快速荧光响应曲线特征参数对旱涝交替胁迫的响应

应用非直角双曲线模型对快速荧光响应曲线(图 3)进行拟合,特征参数拟合结果如表 3 所示,决定系数 R^2 均在 0.99 以上,均方根误差(RMSE)在 1.03~2.67 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间,说明非直角双曲线模型可以较好地描述旱涝交替胁迫水稻叶片快速荧光响应曲线。潜在最大电子传输速率、表观量子效率、光饱和点等模型特征参数均具有明确的生物意义,比较不同处理的拟合参数可以更加全面地揭示水稻叶片荧光响应特性^[23]。

由表 3 可知,分蘖期旱涝交替胁迫提高了叶片潜在最大电子传输速率,LZH-1、HZL-1 处理 E_{max}

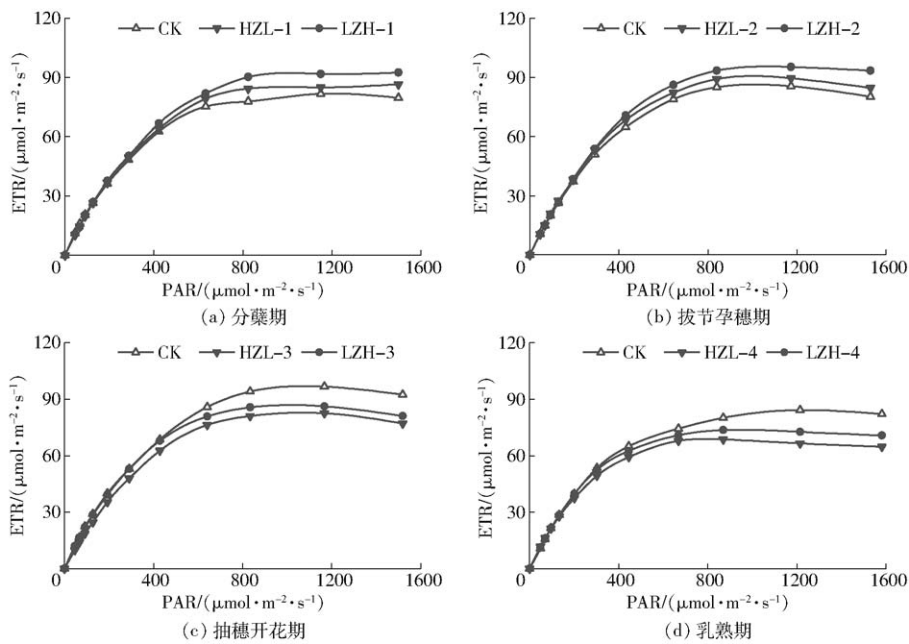


图3 旱涝交替胁迫下水稻叶片快速荧光响应曲线

Fig. 3 Rice leaf rapid light-response curves of fluorescence under alternate waterlogging and drought stresses

表3 旱涝交替胁迫水稻叶片快速荧光响应曲线特征参数

Tab.3 Characteristic parameters of rice leaf rapid light-response curve of fluorescence under alternate waterlogging and drought stresses							
生育阶段	处理	潜在最大电子传输速 率/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	表观量子效率/ ($\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$)	光饱和点/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	曲率	R^2	RMSE/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
分蘖期	CK	87.20	0.221	493.78	0.822	0.997	1.75
	HZL-1	92.74	0.211	478.64	0.855	0.998	1.49
	LZH-1	100.37	0.214	509.38	0.847	0.998	1.58
拔节孕穗期	CK	88.14	0.205	457.85	0.905	0.995	2.44
	HZL-2	92.27	0.210	465.03	0.912	0.996	2.30
	LZH-2	99.78	0.208	505.35	0.909	0.998	1.49
抽穗开花期	CK	103.29	0.228	497.30	0.835	0.995	2.67
	HZL-3	84.09	0.191	462.95	0.922	0.995	2.22
	LZH-3	89.14	0.226	427.36	0.889	0.994	2.52
乳熟期	CK	89.59	0.233	445.75	0.787	0.999	1.03
	HZL-4	70.04	0.221	356.50	0.888	0.994	2.04
	LZH-4	75.78	0.227	373.05	0.885	0.997	1.47

分别较 CK 高出 15.10%、6.35%；光饱和点 LSP 由大到小依次为 LZH-1、CK、HZL-1，先涝后旱胁迫增强了叶片在强光下的适应能力，先旱后涝胁迫抑制了叶片对强光的适应能力。拔节孕穗期 LZH-2、HZL-2 处理 $E_{\max}$ 分别较 CK 高出 13.21%、4.69%，LSP 分别高出 10.37%、1.57%，表明拔节孕穗期旱涝交替胁迫可以有效改善叶片荧光响应特征，先涝后旱胁迫的改善效果更加明显。

抽穗开花期和乳熟期 2 种旱涝交替胁迫模式水稻叶片 $E_{\max}$ 均大幅度低于 CK，旱涝交替胁迫降低了叶片的光合能力，先旱后涝胁迫较先涝后旱胁迫产生的抑制作用更大。抽穗开花期和乳熟期旱涝交替胁迫都降低了 LSP，抑制了叶片对强光的利用，但处

理间对比发现，与 CK 相比，HZL-3 处理 LSP 降幅较 LZH-3 增大 7.15 个百分点，而 HZL-4 处理较 LZH-4 降低 3.71 个百分点，其差异可能由于水稻不同生育阶段需水特性的不同而产生。

2.4 旱涝交替胁迫对水稻光合特性的影响

不同生育阶段旱涝交替胁迫下水稻叶片光合与蒸腾指标的变化见图 4。与 CK 相比，分蘖期旱涝交替胁迫水稻 P_n 会产生不同程度的增幅，HZL-1、LZH-1 处理分别较 CK 增加 5.4%、10.8%，说明分蘖期旱涝交替胁迫对水稻光合作用有一定促进作用。由图 4b 和图 4c 可知， T_r 和 G_s 的变化相似，分蘖期旱涝交替胁迫降低了 T_r 和 G_s ，可能抑制了水稻蒸腾作用。HZL-1、LZH-1 处理 WUE_q 分别较 CK 显

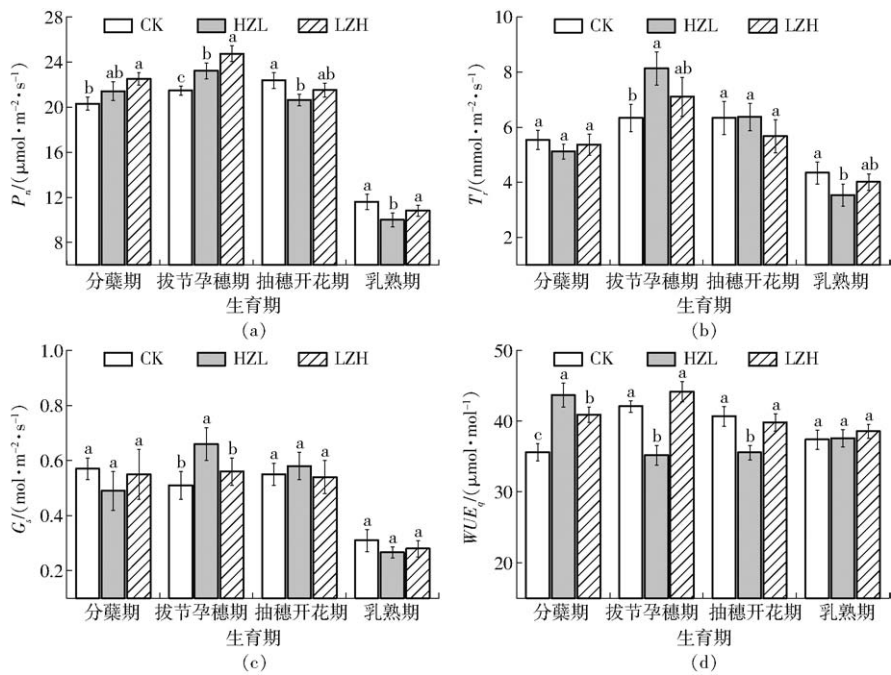


图 4 旱涝交替胁迫水稻叶片光合与蒸腾指标的变化

Fig. 4 Changes of photosynthesis and transpiration index of rice leaves under alternate waterlogging and drought stresses

著 ($P < 0.05$) 增加 22.6%、14.9%，促进了叶片潜在水分利用效率。拔节孕穗期 HZL-2 处理 P_n 、 T_r 、 G_s 较 CK 分别显著 ($P < 0.05$) 增加 8.2%、28.4%、29.4%， WUE_q 显著 ($P < 0.05$) 降低 16.4%；LZH-2 处理 P_n 显著 ($P < 0.05$) 增加 15.2%， T_r 、 G_s 、 WUE_q 分别增加 12.1%、9.8%、4.9%。表明拔节孕穗期旱涝交替胁迫均对水稻叶片净光合速率、蒸腾速率和气孔导度起到了一定促进作用，先旱后涝胁迫抑制了叶片潜在水分利用效率，先涝后旱胁迫对其影响不大。抽穗开花期 HZL-3 处理 P_n 、 WUE_q 较 CK 分别显著 ($P < 0.05$) 降低 7.8%、15.9%， T_r 、 G_s 与 CK 差异不大；LZH-3 处理 P_n 、 T_r 、 G_s 、 WUE_q 均低于 CK，差异均不显著。表明水稻在抽穗开花期经旱涝交替胁迫后叶片光合作用受到抑制，而先旱后涝胁迫对叶片净光合速率和潜在水分利用效率产生的抑制作用更强。乳熟期 HZL-4 处理 P_n 较 CK 显著 ($P < 0.05$) 降低 13.8%， T_r 显著 ($P < 0.05$) 降低 8.8%， G_s 降低 13.8%，LZH-4 处理 P_n 、 T_r 、 G_s 均低于 CK，差异均不显著，且两种旱涝交替胁迫 WUE_q 较 CK 处理无显著差异，表明乳熟期旱涝交替胁迫对水稻叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度表现出了抑制作用，且先旱后涝胁迫较先涝后旱胁迫抑制作用更强，2 种旱涝交替胁迫模式对潜在水分利用效率影响不大。

3 讨论

3.1 旱涝交替胁迫对水稻叶片叶绿素含量及荧光参数的影响

叶绿素作为光合作用的重要色素，参与光能的

吸收和传递过程。郝树荣等^[18]认为水稻分蘖期受旱后复水会明显降低水稻生育后期功能叶片叶绿素的降解，本试验结果表明旱涝交替胁迫降低了水稻叶绿素含量，先旱后涝胁迫由于农田水位从旱胁迫下限直接转入涝胁迫上限，旱、涝胁迫转换过程很快，相对先涝后旱胁迫而言先旱后涝胁迫增加了叶片叶绿素降解，在一定程度上加快了叶片衰老。同时本试验还发现，随着水稻生长发育先旱后涝胁迫对叶片叶绿素含量的抑制作用逐渐变小，表明叶片叶绿素含量对水稻生育前期旱涝交替胁迫较生育后期更为敏感。

分蘖期旱涝交替胁迫对 F_v/F_m 、 q_p 起到一定补偿作用，其他生育阶段先旱后涝胁迫降低了叶片 F_v/F_m 、 q_p ，陆红飞等^[24]研究发现，分蘖期先旱后涝胁迫并没有降低水稻荧光能力，而拔节期旱涝急转后阻碍了叶片电子传递和能量转移，抑制了光化学活性，与本试验结果具有相似之处。抽穗开花期是水稻营养生长和生殖生长并进的需水关键时期，2 种旱涝交替胁迫模式下受涝、旱敏感指数较高^[25]，本试验发现抽穗开花期旱涝交替胁迫对叶片荧光能力的抑制作用最为明显。对比不同旱涝交替模式结果表明，先旱后涝胁迫水稻叶片 F_v/F_m 、 q_p 均明显较先旱后涝胁迫降低，差异原因可能先旱后涝胁迫模式存在旱涝急转的过程，水稻从旱胁迫直接淹水转入涝胁迫，相对于先涝后旱胁迫模式涝胁迫缓慢进入旱胁迫来说，对水稻根系活性、叶绿素含量、光合相关酶活性等因素产生更为不利的影响。水稻不同生育阶段先旱后涝胁迫叶片 q_N 高于其他处理，表明

叶片 PS II 反应中心储存的光能更多地以热量的形式消散,从而降低了叶片光合效率,不利于水稻有机物质的积累和产量形成。

3.2 旱涝交替胁迫对水稻叶片快速荧光响应曲线及特征参数的影响

2 种旱涝交替胁迫模式可以显著影响水稻不同生育阶段叶片荧光响应特征。随着光强的增加,电子传输速率逐渐增加,当光强达到饱和点后,ETR 趋于平稳,这与前人研究结果相似^[26-27]。本试验研究发现,光强饱和后,叶片快速荧光响应曲线(图 3)略有下降,可能原因是测定快速荧光曲线时光强诱导时间较短,叶片无法快速适应高光强而降低 PS II 系统的电子传递活性,出现光抑制的现象。

应用非直角双曲线模型对叶片快速荧光响应过程进行模拟,结果显示分蘖期、拔节孕穗期旱涝交替胁迫均对 E_{max} 起到一定的补偿效应,且先涝后旱胁迫的补偿作用更强,抽穗开花期和乳熟期旱涝交替胁迫均降低了 E_{max} 和 LSP,说明水稻生育前期可以适应本试验旱涝交替的环境,而生殖生长开始后旱涝交替胁迫降低叶片光合潜力,不利于叶片对强光的利用。抽穗开花期是有机物质向穗部运输的关键时期,先旱后涝胁迫严重妨碍了根系吸收、矿物营养运输过程,导致叶片对光强变化响应迟钝,表观量子效率降低,所以抽穗开花期先旱后涝后涝胁迫 LSP 高于先涝后旱胁迫。

3.3 旱涝交替胁迫对水稻光合特性的影响

陆红飞等^[27]通过水稻盆栽试验研究发现,分蘖期和拔节期进行水分胁迫,水稻光合表现出明显的补偿效应,甄博等^[28]从微观角度研究发现分蘖期旱涝交替胁迫可以促进水稻根系通气组织的形成,提高根系输水能力。本试验研究发现分蘖期和拔节孕穗期旱涝交替胁迫可以促进叶片光合,而抽穗开花期和乳熟期旱涝交替胁迫降低了叶片光合作用水平。同时本研究还发现,不同生育阶段水稻先旱后涝胁迫模式的 P_n 均低于先涝后旱胁迫,在光合速率的角度进一步说明了先涝后旱胁迫模式优于先旱后涝。分蘖期、乳熟期旱涝交替胁迫在一定程度上抑制了水稻蒸腾作用,拔节孕穗期水稻新陈代谢旺盛,

此生育阶段气温较高,旱胁迫后淹水状态下稻田供水充足,水稻通过增大气孔导度,提高叶片蒸腾速率以降低叶温^[29],所以先旱后涝胁迫水稻的蒸腾作用得到了增强。分蘖期旱涝交替胁迫可以显著提高叶片潜在水分利用效率,拔节孕穗期、抽穗开花期先旱后涝胁迫降低了叶片潜在水分利用效率,与陆红飞等^[27]研究结果略有差异,可能与水分胁迫方式的差异有关。

由于水稻有机干物质形成与累积、向穗部的运输与分配过程主要发生在生育后期^[30-32],抽穗开花期、乳熟期旱涝交替胁迫对水稻多数光合生理指标产生逆向影响,严重妨碍了水稻生理生长,先旱后涝胁迫尤为明显,因此在实际稻田水分管理过程中应尽量避免水稻生育后期重度的旱涝交替胁迫,尤其要避免旱涝急转。

4 结 论

(1)在水稻不同生育阶段进行旱涝交替胁迫,结果表明,先旱后涝胁迫水稻相对叶绿素含量 (SPAD)、最大光化学量子产量 F_v/F_m 、光化学淬灭系数 q_p 低于先涝后旱胁迫。不同生育阶段旱涝交替胁迫降低了叶片 SPAD,分蘖期旱涝交替胁迫水稻 F_v/F_m 、 q_p 超过对照水平,而在拔节孕穗期、抽穗开花期、乳熟期先旱后涝胁迫呈现出相反的结果。先旱后涝胁迫提高了水稻非光化学淬灭系数 q_n ,从而降低了光合效率。

(2)旱涝交替胁迫可以改变水稻叶片荧光响应特征,分蘖期和拔节孕穗期旱涝交替胁迫均对 E_{max} 产生一定的补偿效应,抽穗开花期、乳熟期旱涝交替胁迫均降低了 E_{max} 和 LSP。2 种旱涝交替胁迫模式间对比显示,先旱后涝胁迫水稻 E_{max} 均低于先涝后旱胁迫。

(3)分蘖期和拔节孕穗期旱涝交替胁迫可以提高 P_n ,而抽穗开花期、乳熟期旱涝交替胁迫降低了 P_n 。分蘖期、乳熟期旱涝交替胁迫抑制了水稻蒸腾作用,拔节孕穗期先旱后涝胁迫水稻的蒸腾作用得到了增强。分蘖期旱涝交替胁迫可以显著提高 WUE_q ,拔节孕穗期、抽穗开花期先旱后涝胁迫降低了 WUE_q 。

参 考 文 献

[1] GAO S K, YU S E, SHAO G C, et al. Effects of controlled irrigation and drainage on nitrogen and phosphorus concentrations in paddy water[J]. Journal of Chemistry, 2016(1): 1-9.

[2] 俞双恩,李偲,高世凯,等. 水稻控制灌排模式的节水高产减排控污效果[J]. 农业工程学报, 2018, 34(7): 128-136. YU Shuang'en, LI Si, GAO Shikai, et al. Effect of controlled irrigation and drainage on water saving, nitrogen and phosphorus loss reduction with high yield in paddy field[J]. Transactions of the CSAE, 2018, 34(7): 128-136. (in Chinese)

[3] 高世凯,俞双恩,王梅,等. 旱涝交替下控制灌溉对稻田节水及氮磷减排的影响[J]. 农业工程学报, 2017, 33(5): 122-128.

- GAO Shikai, YU Shuang'en, WANG Mei, et al. Effect of controlled irrigation and drainage on saving water and reducing nitrogen and phosphorus loss in paddy field under alternate drought and flooding condition[J]. Transactions of the CSAE, 2017, 33(5): 122 – 128. (in Chinese)
- [4] PENG S Z, HE Y P, YANG S H, et al. Effect of controlled irrigation and drainage on nitrogen leaching losses from paddy fields[J]. Paddy and Water Environment, 2015, 13(4): 303 – 312.
- [5] 张春晓, 俞双恩, 王斌. 旱涝交替对水稻生理生长及水分利用效率的影响[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(4): 121 – 125. ZHANG Chunxiao, YU Shuang'en, WANG Pin. Alternating droughts and floods effects on physiological growth and water use efficiency of rice[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2016, 44(4): 121 – 125. (in Chinese)
- [6] 肖梦华, 缪子梅, 肖万川, 等. 水稻需水量对旱涝交替胁迫的响应效应[J]. 应用基础与工程科学学报, 2017, 25(3): 455 – 466. XIAO Menghua, MIAO Zimei, XIAO Wanchuan, et al. Effect of water requirement change of paddy rice in southern area under drought-waterlogging alternating stress condition[J]. Journal of Basic Science and Engineering, 2017, 25(3): 455 – 466. (in Chinese)
- [7] 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. 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. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?flag=1&file_no=20121115&journal_id=jcsam. DOI:10.6041/j.issn.1000-1298.2012.11.015. (in Chinese)
- [8] 李建明, 潘铜华, 王玲慧, 等. 水肥耦合对番茄光合、产量及水分利用效率的影响[J]. 农业工程学报, 2014, 30(10): 82 – 90. LI Jianming, PAN Tonghua, WANG Linghui, et al. Effects of water-fertilizer coupling on tomato photosynthesis, yield and water use efficiency[J]. Transactions of the CSAE, 2014, 30(10): 82 – 90. (in Chinese)
- [9] 杨建昌, 朱庆森, 王志琴, 等. 水稻籽粒中内源多胺及其与籽粒充实和粒重的关系[J]. 作物学报, 1997, 23(4): 385 – 392. YANG Jianchang, ZHU Qingsen, WANG Zhiqin, et al. Polyamines in rice grains and their relations with grain plumpness and grain weight[J]. Acta Agronomica Sinica, 1997, 23(4): 385 – 392. (in Chinese)
- [10] 邵光成, 郭瑞琪, 刘娜. 不同灌水模式对南方辣椒叶绿素荧光参数的影响[J]. 农业工程学报, 2011, 27(9): 226 – 230. SHAO Guangcheng, GUO Ruiqi, LIU Na. Effects of different irrigation patterns on chlorophyll fluorescence parameters of hot pepper in Southern China[J]. Transactions of the CSAE, 2011, 27(9): 226 – 230. (in Chinese)
- [11] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 444 – 448. ZHANG Shouren. A discussion of chlorophyll fluorescence kinetics parameter and their significance[J]. Chinese Bulletin of Botany, 1999, 16(4): 444 – 448. (in Chinese)
- [12] LICHTENTHALER H K, BUSCHMANN C, KNAPP M. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio R_{fd} of leaves with the pam fluorometer[J]. Photosynthetica, 2005, 43(3): 379 – 393.
- [13] ASHRAF M, HARRIS P J C. Photosynthesis under stressful environments: an overview[J]. Photosynthetica, 2013, 51(2): 163 – 190.
- [14] 胡继超, 姜东, 曹卫星, 等. 短期干旱对水稻叶水势、光合作用及干物质分配的影响[J]. 应用生态学报, 2004, 15(1): 63 – 67. HU Jichao, JIANG Dong, CAO Weixing, et al. Effect of short-term drought on leaf water potential, photosynthesis and dry matter partitioning in paddy rice[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(1): 63 – 67. (in Chinese)
- [15] 丁雷, 李英瑞, 李勇, 等. 梯度干旱胁迫对水稻叶片光合和水分状况的影响[J]. 中国水稻科学, 2014, 28(1): 65 – 70. DING Lei, LI Yingrui, LI Yong, et al. Effects of drought stress on photosynthesis and water status of rice leaves[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2014, 28(1): 65 – 70. (in Chinese)
- [16] 杨伟利, 俞双恩, 赵方波. 不同受涝模式下水稻抽穗开花期荧光参数的日变化规律[J]. 灌溉排水学报, 2011, 30(2): 27 – 31. YANG Weili, YU Shuang'en, ZHAO Fangbo. The impact of varying farmland water logged of rice to the parameters of diurnal chlorophyll fluorescence kinetics in heading and flowering stage[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2011, 30(2): 27 – 31. (in Chinese)
- [17] 甄博, 郭相平, 陆红飞, 等. 分蘖期旱涝交替胁迫对水稻生理指标的影响[J]. 灌溉排水学报, 2017, 36(5): 36 – 40. ZHEN Bo, GUO Xiangping, LU Hongfei, et al. Impact of alternating drought and waterlogging during tillering stage on physiological traits of rice[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2017, 36(5): 36 – 40. (in Chinese)
- [18] 郝树荣, 郭相平, 王文娟. 旱后复水对水稻生长的后效影响[J]. 农业机械学报, 2010, 41(7): 76 – 79. HAO Shurong, GUO Xiangping, WANG Wenjuan. After effects of rewatering after water stress on the rice growth[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2010, 41(7): 76 – 79. (in Chinese)
- [19] 俞双恩, 缪子梅, 邢文刚, 等. 以农田水位作为水稻灌排指标的研究进展[J]. 灌溉排水学报, 2010, 29(2): 134 – 136.

- YU Shuang'en, MIAO Zimei, XING Wen'gang, et al. Research advance on irrigation-drainage for rice by using field water level as regulation index[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2010, 29(2): 134 - 136. (in Chinese)
- [20] MAJOR K M, DUNTON K H. Variations in light-harvesting characteristics of the seagrass, *Thalassia testudinum*; evidence for photoacclimation[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2002, 275(2): 173 - 189.
- [21] FARQUHAR G D, CAEMMERERS S, BERRY A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species[J]. Planta, 1980, 149(1): 91 - 99.
- [22] 艾天成, 李方敏, 周治安, 等. 作物叶片叶绿素含量与 SPAD 值相关性研究[J]. 湖北农学院学报, 2000, 20(1): 6 - 8. AI Tiancheng, LI Fangmin, ZHOU Zhian. Relationship between chlorophyll meter readings (SPAD readings) and chlorophyll content of crop leaves[J]. Journal of Hubei Agricultural College, 2000, 20(1): 6 - 8. (in Chinese)
- [23] 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)
- [24] 陆红飞, 郭相平, 甄博, 等. 旱涝交替胁迫条件下水稻叶绿素荧光特性[J]. 灌溉排水学报, 2016, 35(12): 24 - 28. LU Hongfei, GUO Xiangping, ZHEN Bo, et al. Fluorescence characteristics of rice chlorophyll under alternative stress of drought and waterlogging[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2016, 35(12): 24 - 28. (in Chinese)
- [25] 王嫔, 俞双恩, 张春晓. 水稻旱涝胁迫条件下的 Morgan 模型研究[J]. 灌溉排水学报, 2016, 35(5): 62 - 66. WANG Pin, YU Shuang'en, ZHANG Chunxiao. Morgan model of rice under alternating stress of drought and waterlogging[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2016, 35(5): 62 - 66. (in Chinese)
- [26] 张忠学, 郑恩楠, 王长明, 等. 不同水氮处理对水稻荧光参数和光合特性的影响[J/OL]. 农业机械学报, 2017, 48(6): 176 - 183. ZHANG Zhongxue, ZHENG Ennan, WANG Changming, et al. Effect of different water and nitrogen levels on chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic characteristics of rice[J/OL]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2017, 48(6): 176 - 183. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?flag=1&file_no=20170623&journal_id=jcsam. DOI:10.6041/j.issn.1000-1298.2017.06.023. (in Chinese)
- [27] 陆红飞, 郭相平, 甄博, 等. 旱涝交替胁迫条件下梗稻叶片光合特性[J]. 农业工程学报, 2016, 32(8): 105 - 112. LU Hongfei, GUO Xiangping, ZHEN Bo, et al. Photosynthetic characteristics of Japonica rice leave under alternative stress of drought and waterlogging[J]. Transactions of the CSAE, 2016, 32(8): 105 - 112. (in Chinese)
- [28] 甄博, 郭相平, 陆红飞. 旱涝交替胁迫对水稻分蘖期根解剖结构的影响[J]. 农业工程学报, 2015, 31(9): 107 - 113. ZHEN Bo, GUO Xiangping, LU Hongfei. Effects of alternative stress of drought and waterlogging at tillering stage on rice root anatomical structure[J]. Transactions of the CSAE, 2015, 31(9): 107 - 113. (in Chinese)
- [29] 赵玉国, 王新忠, 吴沿友, 等. 高温胁迫对拔节期水稻光合作用和蒸腾速率的影响[J]. 贵州农业科学, 2012, 40(1): 41 - 43. ZHAO Yugu, WANG Xinzong, WU Yanyou, et al. Influence of high temperature on photosynthesis and transpiration rate of rice seedlings at jointing stage[J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2012, 40(1): 41 - 43. (in Chinese)
- [30] 郭相平, 王甫, 王振昌, 等. 不同灌溉模式对水稻抽穗后叶绿素荧光特征及产量的影响[J]. 灌溉排水学报, 2017, 36(3): 1 - 6. GUO Xiangping, WANG Fu, WANG Zhenchang, et al. Effects of irrigation modes on yield and chlorophyll fluorescence characteristics after heading stage of rice[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2017, 36(3): 1 - 6. (in Chinese)
- [31] 刘慧, 魏永霞, 汝晨. 寒地黑土区水稻植株干物质积累对耗水过程的响应[J/OL]. 农业机械学报, 2018, 49(7): 195 - 204. LIU Hui, WEI Yongxia, RU Chen. Response of rice dry matter accumulation to water consumption process in cold black soil region[J/OL]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2018, 49(7): 195 - 204. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?flag=1&file_no=20180724&journal_id=jcsam. DOI:10.6041/j.issn.1000-1298.2018.07.024. (in Chinese)
- [32] 曹睿哲, 高世凯. 不同生育期旱涝交替胁迫对水稻产量及构成的影响[J]. 排灌机械工程学报, 2019, 37(7): 639 - 644. CAO Ruizhe, GAO Shikai. Influence of drought and flood alternation stress in different growth stages on rice yield and components[J]. Journal of Drainage and Irrigation Machinery Engineering, 2019, 37(7): 639 - 644. (in Chinese)