

不同水氮处理对水稻荧光参数和光合特性的影响

张忠学^{1,2} 郑恩楠^{1,2} 王长明^{1,2} 负宁晗^{1,2}

(1. 东北农业大学水利与土木工程学院, 哈尔滨 150030; 2. 农业部农业水资源高效利用重点实验室, 哈尔滨 150030)

摘要: 在大田栽培条件下,利用 LI-6400XT 型光合仪测定不同水氮调控对水稻典型生育期主要荧光参数和光合特性的影响。结果表明:水稻光化学量子效率 F_v/F_m 、光化学淬灭系数 q_p 与非光化学淬灭系数 q_N 随着灌水量的减少而降低,随着施氮量的增加 F_v/F_m 在抽穗开花期、 q_p 在拔节孕穗期呈倒 V 形变化趋势,说明寒区黑土水稻叶片 PSII 反应中心因不同水氮处理而得到调节,使 PSII 反应中心潜在活性、光合原初反应中心开放程度及热耗散能力受到不同程度的抑制或改善。在控制灌溉条件下气孔限制值 L_s 高于全面淹灌,但并没有影响水稻叶片的光合作用而表现出一定的气孔限制。对施氮量 110 ~ 160 kg/hm² 处理光响应曲线模拟得出,随着施氮量的增加曲线升高,光饱和点 LSP、光补偿点 LCP 明显降低,而表观量子效率 α 、光响应曲线曲角 θ 和最大净光合速率 P_{nmax} 有所回升,灌水处理间对比得出全面淹灌条件下 LSP、LCP 和 θ 低于控制灌溉,而 P_{nmax} 显著增加,暗呼吸速率 R_d 、 α 结果不明显。这表明高肥有利于水稻叶片对弱光的利用,减少耗水量对强光利用效果显著。因此,水氮胁迫会改善水稻叶片对光的适应能力,适量增加施氮量可以有效改善水稻叶片光响应特征。

关键词: 水稻; 水氮处理; 荧光参数; 光合特性; 寒区黑土

中图分类号: S311; S511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1298(2017)06-0176-08

Effect of Different Water and Nitrogen Levels on Chlorophyll Fluorescence Parameters and Photosynthetic Characteristics of Rice

ZHANG Zhongxue^{1,2} ZHENG Ennan^{1,2} WANG Changming^{1,2} YUN Ninghan^{1,2}

(1. School of Water Conservancy and Civil Engineering, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China
2. Key Laboratory of Effective Utilization of Agricultural Water Resources, Ministry of Agriculture, Harbin 150030, China)

Abstract: In order to establish water-saving, high quality and efficient production model in the black soil of cold region of rice, fluorescence parameters and photosynthetic characteristics were measured by using LI-6400XT photosynthetic apparatus in the main growth period of rice under different water and fertilizer treatments. The results showed that photochemical quantum efficiency of rice (F_v/F_m), photochemical quenching factor coefficient q_p and non-photochemical quenching coefficient q_N were decreased with the decrease of irrigation amount. With the increase of nitrogen, F_v/F_m at the bloom stage, q_p at jointing stage showed inverted-V-trend, it showed that PSII reaction center was adjusted due to different treatments of water and fertilizer in black soil of cold area of rice, primary energy conversion efficiency of PSII, potential activity of PSII, photosynthetic electron transport, photosynthetic primary reaction process and heat dissipation capacity subjected to varying degrees of inhibition or improvement. The stomatal limitation of controlled irrigation was greater than that in flood irrigation, it did not affect the photosynthesis of rice leaves. Through simulated light response curves under fertilizer rate of 110 ~ 160 kg/hm² treatment, it showed that the curve was increased with the increase of nitrogen and the LSP and LCP were reduced significantly, but α , θ and P_{nmax} were increased to some extent. Through comparison among different treatments of irrigation, LSP, LCP and θ of the flood irrigation were less than those in control irrigation, and P_{nmax} was increased significantly, but the change of R_d and α were not obvious, it showed that high rate of fertilizer was benefit for utilization of low light in rice leaves, reduced water consumption was benefit for utilization of strong light. Therefore, water and nutrient coercion would improve the adaptability of rice leaves to light, and increasing of nitrogen amount can efficiently improve the light response characteristics.

Key words: rice; water and nitrogen treatment; fluorescence parameter; photosynthetic characteristics; black soil in cold area

引言

水肥是影响水稻生长发育的主要因子^[1-2]。适宜的水肥投入不但能提高产量和水肥利用率,同时也能起到节水调质的作用^[3]。而不合理的灌溉和施肥不仅浪费农业用水而且还会造成大面积农业面源污染,危害生态环境。因此,必须树立水肥耦合与节灌、控排、减污、高效综合管理的理念提升水肥利用率。光合作用是植物进行有机物积累的重要光化学反应,水肥与植物光合作用存在明显的交互作用^[4],光合速率是反应光合机构运转状况的一个灵敏指标,在多变的环境因素和植物体内部因素的影响下处于变化之中。叶绿素荧光技术是分析植物对逆境响应机理的重要手段,与光合作用过程的各个步骤密切偶联,因此任何一步的变化都会影响到PSII 反应中心从而引起荧光变化,即通过叶绿素荧光几乎可以探测所有光合作用过程的变化^[5-7]。从已有研究来看,有关水分对叶绿素荧光的影响已有报道^[8-11],但不同水氮调控对寒区黑土水稻叶绿素荧光参数和光学指标的影响较少有报道。

本文以典型寒区黑土种植水稻为研究对象,研究不同水氮调控对水稻荧光参数-光学指标的影响,以揭示不同水氮处理下寒区黑土水稻生长规律,旨在为研究调控水氮-荧光参数-光学指标和田间作物生理性状提供参考,为寒区黑土水稻不同水氮模式的选择和节水优质高效生产栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验在黑龙江省水稻灌溉试验站进行,该站(125°44'E、45°63'N)位于庆安县和平镇,是典型的

寒地黑土分布区。多年平均气温为 2.5℃,多年平均降水量 550 mm,多年平均水面蒸发量 750 mm。作物水热生长期为 156 ~ 171 d,全年无霜期 128 d。气候特征属寒温带大陆性季风气候。土壤类型为白浆土型水稻土,容重 1.01 g/cm³,孔隙度 61.8%。土壤基本理化性质:pH 值 6.40、有机质 41.4 g/kg、全氮 15.06 g/kg、全磷 15.23 g/kg、全钾 20.11 g/kg、碱解氮 154.36 mg/kg、有效磷 25.33 mg/kg 和速效钾 157.25 mg/kg(均为质量比)。

1.2 试验设计

供试水稻品种为龙庆稻 3 号,在育秧、移栽、密度及用药等技术相同的条件下,采用控制灌溉(C)、全面淹灌(F)2 种水分管理模式(表 1)。6 个施氮水平,施用量分别为 0、60、85、110、135、160 kg/hm²。采用全面试验(表 2),每个处理重复 3 次,共 36 个试验小区,每个小区面积为 100 m²,小区四周同样种植水稻以加设保护行。为减少侧向渗透对试验的影响,小区与小区之间采用隔渗处理,即小区四周用塑料板 and 水泥埂作为隔渗材料,埋入田间地表以下 40 cm 深。种植密度为 208 000 株/hm²,每穴 3 株。氮肥按照基肥:蘖肥:穗肥比例为 5:3:2 分施,各处理均施 P₂O₅ 45 kg/hm²,K₂O 80 kg/hm²,P 肥作基肥一次施用,K 肥分基肥和 8.5 叶龄(幼穗分化期)2 次施用,前后比例为 1:1。5 月 6 日施基肥(包含返青肥),5 月 17 日移栽,5 月 31 日施分蘖肥,7 月 19 日施穗肥,9 月 20 日收获。水稻生育期为 127 d,分为返青期(5 月 17 日—5 月 30 日)、分蘖期(5 月 31 日—7 月 7 日)、拔节孕穗期(7 月 7 日—7 月 25 日)、抽穗开花期(7 月 26 日—8 月 4 日)、乳熟期(8 月 5 日—8 月 24 日)、黄熟期(8 月 25 日—9 月 20 日)。

表 1 稻田生育期内各处理土壤水分管理模式

Tab.1 Water management of different irrigation patterns at rice growth stages								
处理	返青期	分蘖初期	分蘖盛期	分蘖末期	拔节孕穗期	抽穗开花期	乳熟期	黄熟期
控制灌溉	0 ~ 30 mm	0.85θ _s	0.85θ _s	晒田	0.85θ _s	0.85θ _s	0.85θ _s	落干
全面淹灌	10 ~ 50 mm	10 ~ 50 mm	10 ~ 30 mm	晒田	10 ~ 50 mm	10 ~ 50 mm	10 ~ 30 mm	落干

注:θ_s 饱和含水率,为 85.5%。

表 2 田间小区试验处理

Tab.2 Treatment of field experiment			
处理序号	处理代号	处理序号	处理代号
1	C0	7	F0
2	C60	8	F60
3	C85	9	F85
4	C110	10	F110
5	C135	11	F135
6	C160	12	F160

注:C 表示控制灌溉,F 表示全面淹灌;数字表示施氮量,kg/hm²。

1.3 光响应曲线模型

应用 Farquhar 模型^[12]模拟不同水氮调控下水稻光合作用光响应特征,得到不同水氮调控下典型生育期水稻叶片最大光合速率 P_{nmax} (μmol/(m²·s))、单位表观量子效率 α (μmol/μmol)、暗呼吸速率 R_d (μmol/(m²·s))和光响应曲线曲角 θ (无量纲)等指标。并对曲线初始部分进行线性回归,回归直线与净光合速率为零(X 轴)和净光合速率为 P_{nmax} 的两

水平线的交点分别为光补偿点 LCP 和光饱和点 LSP。净光合速率计算式为

$$P_n = \frac{\alpha F + P_{nmax} - \sqrt{(\alpha F + P_{nmax})^2 - 4\alpha\theta FP_{nmax}}}{2\theta} - R_d$$

(1)

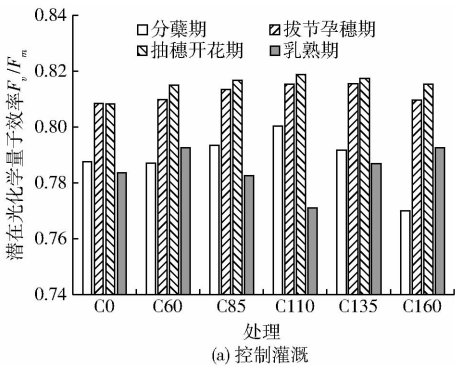
式中 F ——入射到叶片上的光合有效辐射通量密度, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$

1.4 试验观测指标与数据处理

于水稻生育期内晴朗天气的 09:00—11:00, 采用 LI-6400XT 型光合仪 (Li-COR 6400, USA) 对已标记单株叶片的光合速率 P_n 、气孔导度 G_s 、胞间 CO_2 浓度 C_i 及外界 CO_2 浓度 C_a 进行测定, 每个小区选取 6 个测样点进行观测, 数据由仪器自动给出。气孔限制值 L , 根据 BERRY 等^[13] 的方法计算。

采用 LI-6400XT 型光合仪测定距离叶尖 1/3 处光系统 II (PSII) 潜在光化学量子效率 F_v/F_m , 每次测定前先用叶片夹夹住选定的功能叶片进行暗适应预处理, 暗适应时间为 30 min, 在自然光照下测定 PSII 实际量子效率以及光化学荧光淬灭系数 (q_p) 和非光化学荧光淬灭系数 (q_N), 每个小区选取 6 个测样点进行观测, 数据由仪器自动给出。

应用 Excel 对数据进行初步整理, 使用 Origin 8.0 进行数据处理和图表绘制。



2 结果与分析

2.1 不同水氮调控对水稻荧光参数的影响

2.1.1 水稻叶片 F_v/F_m 对不同水氮调控的响应

F_v/F_m 是 PSII 反应中心最大的 (潜在) 光化学量子效率, 指没有遭受任何环境胁迫并经过充分暗适应叶片, 其 PSII 最大的 (潜在) 光化学量子效率一般植物在 0.75 ~ 0.85 之间, 也被称为开放的 PSII 反应中心的能量捕获效率。由图 1 可以看出, 在各生育期不同水氮处理 F_v/F_m 表现一致, 呈倒 V 形趋势变化, 拔节孕穗期和抽穗开花期增大, 抽穗开花期 F_v/F_m 达到峰值。在抽穗开花期同一灌水方式下与 CK (C0、F0) 相比, C60、C85、C110、C135 和 C160 处理水稻的 F_v/F_m 分别增加了 0.86%、1.00%、1.20%、1.10% 和 0.93%; F60、F85、F110、F135 和 F160 处理分别增加了 0.99%、1.10%、1.48%、1.36% 和 0.74%, 施氮量 60 kg/hm² 和 160 kg/hm² 增幅效果低于其他处理, 其中施氮量为 110 kg/hm² 处理水稻的 F_v/F_m 值最优, 其次是 135 kg/hm² 处理。水分处理间对比显示, 全面淹灌 F_v/F_m 在抽穗开花期相同施氮量下比控制灌溉分别高出 0.12%、0.12%、0.12%、0.25%、0.24% 和 0.12%, 表明全面淹灌处理优于控制灌溉, 对 F_v/F_m 有促进作用。

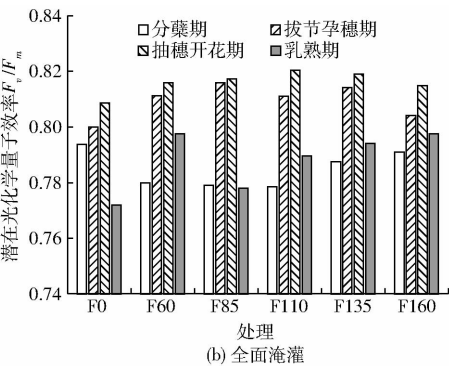


图 1 不同水氮模式下不同生育阶段水稻叶片 F_v/F_m 的变化

Fig. 1 Change of F_v/F_m of rice leaves at four stages under different water and nitrogen patterns

图 2 表明在抽穗开花期 2 种灌水方式水稻的实测数据和模型计算数据拟合效果较好, 决定系数都

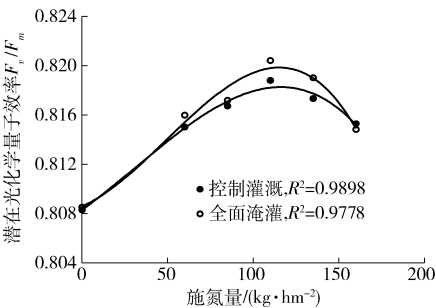


图 2 抽穗开花期 F_v/F_m 指标与灌水方式的相关性

Fig. 2 Correlation of F_v/F_m index and irrigation methods

达到 0.9 以上, 控制灌溉和全面淹灌的 R^2 分别为 0.989 8 和 0.977 8。虽然同等施氮量下控制灌溉 F_v/F_m 低于全面淹灌, 但从水氮两因子的相关性来看要优于全面淹灌。表明水稻在控制灌溉下水氮共同处理其叶片 PSII 反应中心内原初光能转化效率最优。

2.1.2 水稻叶片 q_p 、 q_N 对不同水氮调控的响应

q_p 反映 PSII 反应中心的开放程度。通过对不同水氮调控下水稻 4 个生育期 q_p 和 q_N 的分析可知 (图 3), 同等施氮水平下控制灌溉 q_p 较小, 表明在同等施氮水平该水分胁迫条件下, 控制灌溉处理水稻叶片 PSII 反应中心的开放程度低, 使 PSII 氧化侧向

PSII 反应中心的电子流动均受到了抑制。在相同灌水方式下较高施氮量(110、135、160 kg/hm²)处理在拔节孕穗期明显高于较低施氮量(0、60、85 kg/hm²)处理,其他 3 个生育期并没有显著规律。表明较高施氮量下有利于拔节孕穗期水稻叶片 PSII 反应中心的开放,使 PSII 氧化侧向 PSII 反应中心的电子流动增

强。拔节孕穗期不同水氮处理进行曲线拟合,控制灌溉和全面淹灌的决定系数 R^2 分别为 0.931 2、0.966 7。由于拔节孕穗期是水稻叶片和根系生长旺盛期,需水量较大,高肥多水处理更容易使水稻叶片和根系吸收更多的土壤养分,使叶片 PSII 反应中心的电子传递效率活性抑制较弱。

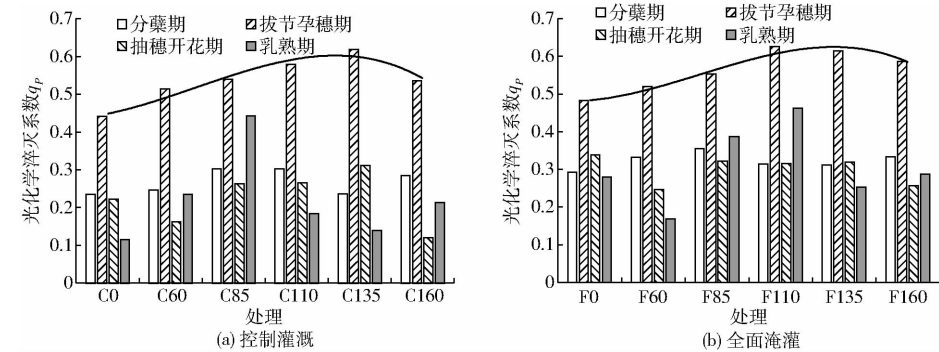


图 3 不同水氮模式下不同生育阶段水稻叶片 q_p 的变化

Fig. 3 Changes of q_p of rice leaves at four stages under different water and nitrogen patterns

q_N 反映植物热耗散的能力变化。由图 4 可以看出,在同一灌水处理下,不同施氮量各生育期之间并没有显著差异。但施氮量 110、135、160 kg/hm²处理在整个生育期内的整体水平高于施氮量为 0、60、85 kg/hm²处理。这表明在全生育期内,高氮处理下的水稻叶片 PSII 反应中心的平均开放程度比低氮处理高,电子传递效率与热耗散能力要强,从而更好

地避免了过剩光能对光合机构的损伤,提高了叶片的光合效率。而在相同施氮量下不同灌水方式对 q_N 的影响与 q_p 一致,随着灌水量的减少而降低。表明在灌水充分的情况下,PSII 反应中心所接收的多余激发能以热形式耗散,对光合机构的保护能力较水分胁迫下的强。而在水分胁迫处理条件下,光合机构的这种保护机制则受到不同程度的破坏。

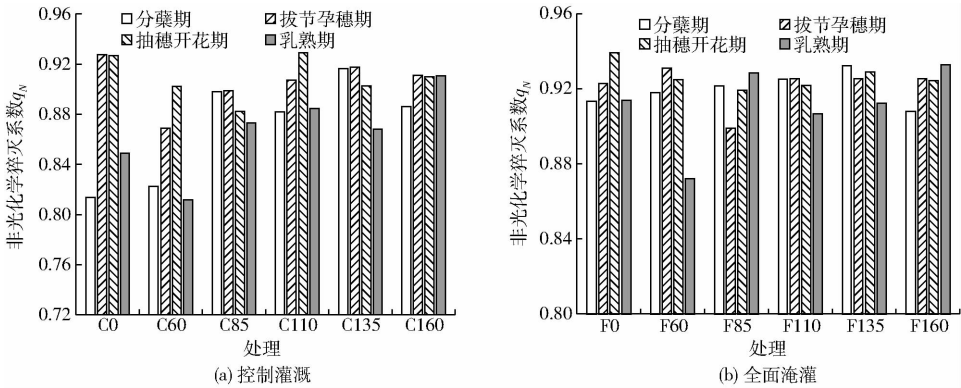


图 4 不同水氮模式下不同生育阶段水稻叶片 q_N 的变化

Fig. 4 Changes of q_N of rice leaves at four stages under different water and nitrogen patterns

2.2 不同水氮调控对水稻光合特性的影响

2.2.1 水稻叶片气孔限制值和胞间 CO₂ 浓度对不同水氮调控的响应

气孔限制值 L_s 作为一个较相对的概念是由外界 CO₂ 浓度和胞间 CO₂ 浓度共同界定的^[14-15]。它可以用来反映绿色植物光合速率对气孔导度降低的响应。由图 5 对整个生育期内 L_s 进行分析得出,施氮量对叶片的气孔限制影响不显著,不同氮肥处理之间的差值变化极其微弱。将同一灌水方式下不同施氮处理在整个生育期内的所有测量点进行汇总得出 2 种灌水方式全生育期内气孔限制值与灌水方式

的相关关系,如图 6 所示,控制灌溉条件下的 L_s 在整个生育期内平均略高于全面淹灌处理,说明不同水分调控措施能够改变水稻叶片的气孔开度,调节空气中的 CO₂ 进入植物叶片胞间的速率,改善水稻叶片的光合作用。

分析同一灌水方式不同施氮处理全生育期内所有胞间 CO₂ 浓度与叶片净光合速率的相关关系,如图 7 所示,控制灌溉决定系数为 0.845 9,全面淹灌为 0.867 0。结果表明,控制灌溉有利于大气中 CO₂ 进入叶片胞间,在同等光照条件下,控制灌溉在水分满足水稻所需的前提下气孔开度较好。而全面淹灌

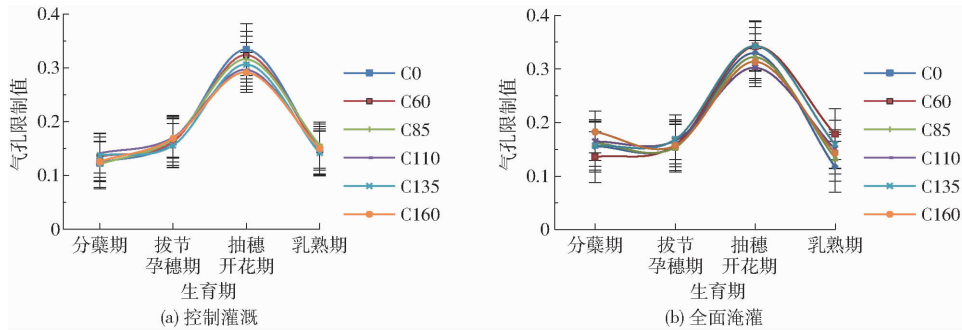


图 5 不同水氮模式在不同生育阶段水稻叶片 L_s 的变化

Fig. 5 Changes of L_s of rice leaves at four stages under different water and nitrogen patterns

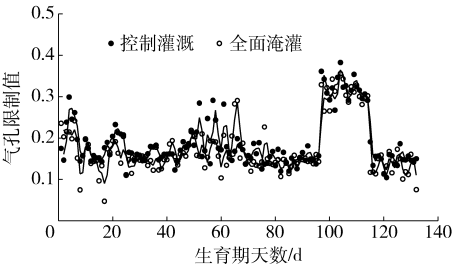


图 6 不同灌水模式在不同生育阶段水稻叶片气孔限制值

Fig. 6 Limitation values of different irrigation methods at different growth stages on rice leaf stoma

由于水层较深,水汽蒸发带走大部分热量使得局部田间小气候温度较低,气孔开度变小,导致外界的 CO_2 进入叶片胞间的速率小于控制灌溉,表现出一定的气孔限制。

2.2.2 水稻光合速率的光响应曲线特征

在水稻生育的需水临界期即抽穗开花期进行光响应曲线模拟。分别得到不同水氮调控下抽穗开花期水稻功能叶片光响应曲线(图 8),不同曲线之间对比表明随着施氮量增加,水稻功能叶片净光合速率增加,且在光强大于 $500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右时不同施氮状况的光响应曲线间距变大,这与徐俊增等^[12]的研究结果相类似但有所差异,表明氮肥亏缺会导致水稻功能叶片对强光适应能力的降低。在相同灌水条件下,高氮处理的净光合速率高于低氮处理。水分处理间对比显示,全面淹灌处理水稻叶片在光强相同施氮量较高处理下的

光合速率略高于控制灌溉。从光响应曲线净光合速率随施氮量增加而增大的幅度来看,控制灌溉下施氮量增加导致光合速率增大幅度比全面淹灌下小,复氮后净光合速率回升较慢而全面淹灌较快,表明全面淹灌处理有助于获得较高的光合速率反弹。因为此时期是水稻需水的关键时期,水分亏缺是导致相同施氮肥水平下光响应曲线有明显差异的主要原因。因此,在寒区黑土区 $0 \sim 160 \text{ kg}/\text{hm}^2$ 施氮肥范围内,水稻叶片光合作用随着施氮量的增加而增大,且在同一生育期内相同施氮量条件不同水分处理光响应曲线在相同光强下有所波动,在抽穗开花期最明显。所以在寒区黑土区进行水稻水氮调控时,要综合考虑各因素对其光响应的影响。

2.2.3 光响应曲线特征参数对不同水氮调控的响应

如图 8 所示,在相同灌水条件下施氮量 110、135、160 kg/hm^2 处理的光响应曲线显著优于施氮量 0、60、85 kg/hm^2 处理,表明 0、60、85 kg/hm^2 处理对水稻的光合作用有抑制作用,不利于有机物的积累。因此对施氮量 110 ~ 160 kg/hm^2 处理应用式(1)建立水稻功能叶片光合速率光响应曲线的拟合模型,结果显示 Farquhar 模型能够很好地描述不同水氮条件下水稻功能叶片的光响应,决定系数 R^2 都在 0.9 以上。模型的各个参数包括光饱和点、光补偿点、最大光合速率、表观量子效率等(表 3)均具有明确的物理意义,比较不同处理在不同水氮调控的拟合参

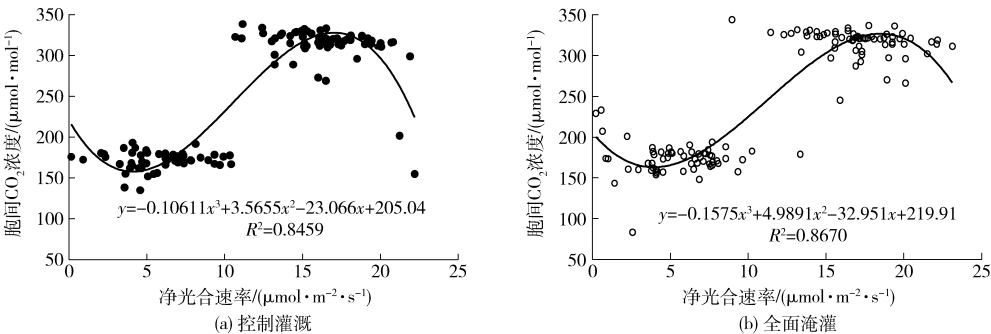


图 7 不同灌水方式下净光合速率和胞间 CO_2 浓度的相关关系

Fig. 7 Correlation between intercellular CO_2 concentration and net photosynthetic rates under different irrigation methods

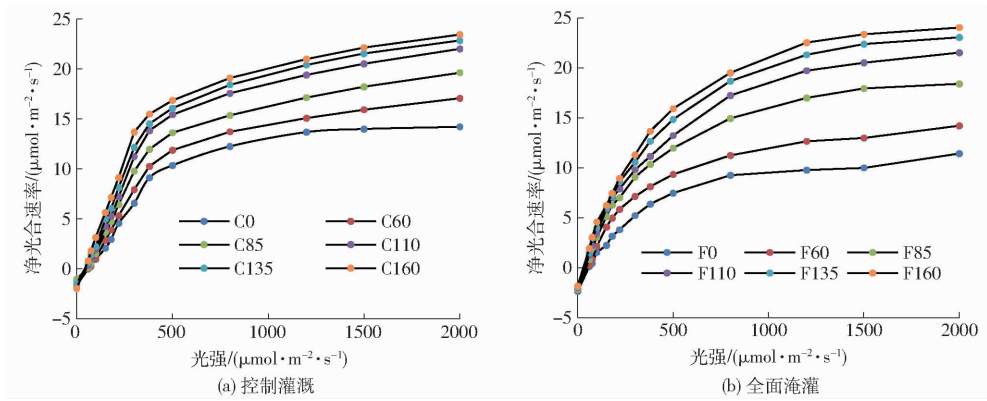


图 8 抽穗开花期不同水氮条件下水稻叶片光响应曲线

Fig. 8 Rice leaf photosynthetic light response curves under different water and nitrogen conditions at later tillering stage

数能够全面合理地揭示水稻叶片的光合特性。同等施氮量下控制灌溉水稻光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP)、光响应曲线曲角 (θ) 大幅度高于全面淹灌, LSP 的减小表明全面淹灌降低了叶片对强光的利用。2 种灌溉方式 R_d 、表观量子效率 (α) 没有产生显著差异。随着灌水量的增加, 全面淹灌条件下 P_{nmax} 大幅度增加。在相同灌水方式下随着施氮量的

增加 LSP、LCP 显著下降, 表明较高的施氮量有利于改善水稻对水分亏缺的适应, 增强对弱光的利用而不利强光。而 α 、 θ 和 P_{nmax} 却随着施氮量的增加有所增大, R_d 却没有固定的规律。不同施氮处理之间的曲线参数对比也同样表明在 110 ~ 160 kg/hm² 施氮量范围内增加施氮量可以有效改善叶片光响应特征。

表 3 水稻叶片光响应曲线特征参数

Tab. 3 Characteristic parameters of light response curve of rice

处理	最大净光合速率/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	表观量子效率/ ($\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	暗呼吸速率/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光响应曲线曲角	R^2
C110	27.28	0.052	2.78	812.50	54.85	0.919	0.993
C135	28.00	0.056	1.89	690.66	49.89	0.923	0.993
C160	28.01	0.062	1.94	616.26	35.75	0.929	0.992
F110	27.40	0.055	1.45	534.36	36.18	0.900	0.990
F135	28.92	0.056	1.90	513.46	31.46	0.919	0.992
F160	28.95	0.059	2.00	481.14	28.79	0.930	0.993

3 讨论

作为光合作用能量转换技术的有效探针, 叶绿素荧光动力学技术虽然被广泛应用于植物光合作用中但在寒区黑土区较少有报道。因此, 本试验选择在寒区黑土上种植水稻为研究对象, 在水稻生长过程中研究不同水氮处理对水稻荧光特性和光学指标的影响。结果表明: 在寒区黑土区水稻全生育期内进行不同水氮处理能够调节改善水稻叶片光化学系统 II (PSII) 荧光参数和光学指标。控制灌溉导致 PSII 反应中心的潜在光化学量子效率 F_v/F_m 、光学淬灭系数 q_p 和非光学淬灭系数 q_N 低于全面淹灌, 与文献[5, 16 - 17] 结果相一致。 q_p 和 q_N 的下降表明在全面淹灌情况下, PSII 反应中心所接收的多余激发能以热能形式耗散, 避免了光能过剩对水稻叶片造成的伤害, 对光合机构的保护能力较控制灌溉要强。而在控制灌溉处理条件下, 光合机构的这种保

护机制则受到不同程度的破坏。氮肥处理间对比则表现出在拔节孕穗期和抽穗开花期 F_v/F_m 和光学淬灭系数 q_p 显著增大且随着施氮量的增加呈抛物线变化趋势, 这与其它相关研究结果^[18-19] 相吻合, 说明适量氮肥有助于水稻叶片 PSII 反应中心内原初光能转化效率的提高, 使水稻叶片 PSII 反应中心的电子传递效率活性抑制较轻, 提高 PSII 反应中心开放程度, 使 PSII 氧化侧向 PSII 反应中心的电子流动增强。说明寒区黑土水稻叶片 PSII 反应中心因不同水氮处理而得到了调节, 使 PSII 原初光能转换效率和 PSII 潜在活性、光合电子传递、光合原初反应过程受到不同程度的抑制或改善。同时, 本试验研究发现非光学淬灭系数 q_N 的变化虽然在全生育期内高施氮量处理优于低施氮量处理但并没有一定的规律可寻, 研究结果与文献[18 - 20] 不同。原因可能在于本试验年份由于寒区水稻在整个生育期内的平均气温低于正常年份, 致使水稻生长较慢, 根系不

发达,吸收氮肥养分不充足所致。

气孔限制值 L_s 是抑制光合作用的主要因素。通过不同水氮处理分析得出,不同施氮水平对水稻叶片的气孔限制值 L_s 没有太大影响,各处理之间变化及其微弱,说明肥料作为养分并不能够有效调节气孔开度而表现出一定的气孔限制。通过对田间水层管理表现出控制灌溉条件下气孔限制值 L_s 高于全面淹灌,气孔导度较低,能够有效地减少叶片水分的散失。分析叶片胞间 CO_2 浓度和净光合速率的相关关系可以看出,虽然控制灌溉气孔限制值 L_s 高于全面淹灌,导致气孔开度较小,但并没有减小空气中 CO_2 进入水稻叶片胞间的速率,抑制水稻叶片的光合作用,这与文献[15]的结果一致。抽穗开花期在不同水氮调控下,研究水氮调控对水稻功能叶片光合作用光响应特征的影响,结果表明寒区黑土区随着水稻施氮量的增加,水稻功能叶片的净光合速率增加,且在光强高于 $500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时不同水氮调控的净光合速率差距变大,控制灌溉条件下净光合速率在较高施氮量下略低于全面淹灌。不同水氮调控下水稻功能叶片光合速率光响应特征模拟结果显示,LSP 和 LCP 随着灌水量和施氮量的增加而降低,LSP 和 LCP 的下降说明高施氮量控制灌溉有利于水稻叶片对强光的利用而低施氮量全面淹灌则更有利于对弱光的利用。 θ 随着灌水量的增加而降低,随施氮量的增加而升高。抽穗开花期是水稻的需水关键期,该阶段对水分的变化比较敏感,因此在

氮肥作为养分供给充分的前提下,全面淹灌 P_{max} 较大。而不同水氮调控在寒区黑土条件下对 α 、 R_d 并没有显著影响。因此,水氮调控可以有效改善叶片光响应特征,在进行水稻节水灌溉调控时,需要考虑不同的施氮水平的影响。

4 结论

(1)全生育期内对水稻进行不同水氮处理,结果表明控制灌溉 PSII 反应中心的潜在光化学量子效率 F_v/F_m 、光化学淬灭系数 q_p 和非光化学淬灭系数 q_N 低于全面淹灌,施氮处理间对比显示 PSII 反应中心的潜在光化学量子效率 F_v/F_m 和光化学淬灭系数 q_p 在水稻生长关键期与施氮量呈二次抛物线关系,施氮量 $110 \text{ kg}/\text{hm}^2$ 效果最佳,其次为 $135 \text{ kg}/\text{hm}^2$ 。

(2)气孔限制值 L_s 对不同施氮处理的响应较弱,控制灌溉气孔限制值 L_s 大于全面淹灌,表现出较低的气孔开度,但并没有影响空气中 CO_2 进入叶片胞间的速率,分析整个生育期 CO_2 浓度与光合速率的相关性得出控制灌溉胞间 CO_2 浓度与光合速率的相关性大于全面淹灌,全面淹灌则表现出一定的气孔限制。

(3)不同水氮调控措施均能改变光响应曲线特征参数,施氮量增加使寒区水稻 LSP 和 LCP 下降,提高了 α 、 θ 、 P_{max} 。水分处理间对比显示控制灌溉 LSP、LCP、 θ 大于全面淹灌,但 P_{max} 却小于全面淹灌。不同水分处理对寒区水稻 R_d 和 α 没有显著影响。

参 考 文 献

- 尹光华,刘作新,李桂芳,等. 辽西半干旱区春小麦氮磷水耦合产量效应研究[J]. 农业工程学报,2005,21(1):41-45.
YIN Guanghua, LIU Zuoxin, LI Guifang, et al. Effect of nitrogen, phosphorus and water coupling on spring wheat yield in semi-arid areas of western Liaoning Province[J]. Transactions of the CSAE, 2005, 21(1):41-45. (in Chinese)
- 何进宇,田军仓. 膜下滴灌旱作水稻水氮耦合模型及组合方案优化[J]. 农业工程学报,2015,31(13):77-82.
HE Jinyu, TIAN Juncang. Model of coupling water with fertilizer and optimum combination scheme of rice cultivated in aerobic soil with drip irrigation under plastic film[J]. Transactions of the CSAE 2015, 31(13): 77-82. (in Chinese)
- 邵东国,孙春敏,王洪强,等. 稻田水氮资源高效利用与调控模拟[J]. 农业工程学报,2010,26(12):72-78.
SHAO Dongguo, SUN Chunmin, WANG Hongqiang, et al. Simulation on regulation for efficient utilization of water and fertilizer resources in paddy fields[J]. Transactions of the CASE, 2010, 26(12):72-78. (in Chinese)
- 李建明,潘铜华,王玲慧,等. 水氮耦合对番茄光合、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 CASE, 2014, 30(10):82-90. (in Chinese)
- 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 CASE, 2011, 27(9):226-230. (in Chinese)
- WU Changai, MENG Qingwei, ZOU Qi, et al. Comparative study on the photo-oxidative response in different wheat cultivar leaves[J]. Acta Agronomica Sinica, 2003, 29(3): 339-344.
- LU C M, ZHANG Q D, KUANG T Y, et al. The effects of water stress on distribution of excitation energy and efficiency of primary conversion of light energy of photo system II in wheat chloroplasts[J]. Acta Biophysica Sinica, 1995, 11(1):82-86.
- FENG Jianchan, HU Xiuli, MAO Xunjia, et al. Application of chlorophyll fluorescence dynamics to plant physiology in adverse circumstance[J]. Economic Forest Research, 2002, 20(4): 14-18.
- GUO Tiancai, FENG Wei, ZHAO Huijie, et al. Effects of water and nitrogen application on photosynthetic characteristics and yield

- of winter wheat in the late growing and developing period[J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2003, 23(9): 1512 – 1517.
- 10 GUO Xiaorong, CAO Kunfang, XU Zaifu. Response of photosynthesis and anti-oxygenic enzymes in seedlings of three tropical forest tree species to different light environments[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(3): 377 – 381.
- 11 ZHANG Leiming, SHANGGUAN Zhouping, MAO Mingce, et al. Effects of long-term application of nitrogen fertilizer on leaf chlorophyll fluo-rescence of up land winter wheat[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(5): 695 – 698.
- 12 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)
- 13 BERRY J A, DOWNTON W J S. Environmental regulation of photosynthesis [M] // GOVIND J. *Photosynthesis*, Vol II: development, carbon metabolism, and plant productivity. New York: Academic Press, 1982: 263 – 343.
- 14 关义新,戴俊英,林艳. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制[J]. *植物生理学通讯*, 1995, 31(4): 293 – 297.
- GUAN Yixin, DAI Junying, LIN Yan. The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation of plant leaves under water stress[J]. *Plant Physiology Communications*, 1995, 31(4): 293 – 297. (in Chinese)
- 15 徐俊增,彭世彰,魏征,等. 节水灌溉水稻叶片胞间 CO₂ 浓度及气孔与非气孔限制[J]. *农业工程学报*, 2010, 26(7): 76 – 80.
- XU Junzeng, PENG Shizhang, WEI Zheng, et al. Intercellular CO₂ concentration and stomatal or non-stomatal limitation of rice under water saving irrigation[J]. *Transactions of the CSAE*, 2010, 26(7): 76 – 80. (in Chinese)
- 16 燕辉,胡笑涛,姚付启. 限量灌溉对冬小麦光合与叶绿素荧光的影响[J]. *农业机械学报*, 2011, 42(11): 49 – 54.
- YAN Hui, HU Xiaotao, YAO Fuqi. Effects of limited irrigation on photosynthesis and fluorescence of winter wheat [J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2011, 42(11): 49 – 54. (in Chinese)
- 17 牛富荣,徐炳成,段东平,等. 水肥条件对达乌里胡枝子叶绿素荧光参数的影响[J]. *草地学报*, 2011, 19(4): 591 – 595, 606.
- NIU Furong, XU Bingcheng, DUAN Dongping, et al. Effect of different water and macro-nutrient levels on the chlorophyll fluorescence kinetic parameters of *Lespedeza davurica* (Laxm.) schindl[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2011, 19(4): 591 – 595, 606. (in Chinese)
- 18 武文明,陈洪俭,李金才,等. 氮肥运筹对孕穗期受渍冬小麦旗叶叶绿素荧光与籽粒灌浆特性的影响[J]. *作物学报*, 2012, 38(6): 1088 – 1096.
- WU Wenming, CHEN Hongjian, LI Jincai, et al. Effects of nitrogen fertilization on chlorophyll fluorescence parameters of flag leaf and grain filling in winter wheat suffered water logging at booting stage[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(6): 1088 – 1096. (in Chinese)
- 19 于雪,黄嘉鑫,王玉波,等. 氮肥对甜菜叶片叶绿素荧光动力学参数的影响[J]. *核农学报*, 2014, 28(10): 1918 – 1923.
- YU Xue, HUANG Jiaxin, WANG Yubo, et al. Effect of nitrogen on chlorophyll fluorescence of blade of sugar beet[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2014, 28(10): 1918 – 1923. (in Chinese)
- 20 陈钢,黄翔,张利红,等. 不同氮素水平对西瓜幼苗生长及叶绿素荧光特性的影响[J]. *果树学报*, 2011, 28(4): 657 – 661.
- CHEN Gang, HUANG Xiang, ZHANG Lihong, et al. Effect of nitrogen on watermelon seedling growth and chlorophyll fluorescence parameters of watermelon leaves[J]. *Journal of Fruit Science*, 2011, 28(4): 657 – 661. (in Chinese)