

黑土区水稻光合物质生产特性对耗水过程的响应

魏永霞^{1,2} 汝晨^{1,2} 吴昱^{3,4} 刘慧^{2,5} 杨军明^{1,2} 侯景翔^{1,2}

(1. 东北农业大学水利与土木工程学院, 哈尔滨 150030; 2. 东北农业大学农业农村部农业水资源高效利用重点实验室, 哈尔滨 150030; 3. 黑龙江农垦勘测设计研究院, 哈尔滨 150090; 4. 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040; 5. 东北农业大学理学院, 哈尔滨 150030)

摘要: 为了探究黑土区水稻光合物质生产特性对耗水过程的响应规律,于2017年在黑龙江省水稻灌溉试验站的蒸渗仪内进行了水稻耗水试验。采用 $U_7(7^6)$ 均匀试验设计,解析了各生育时期耗水量($ET_1 \sim ET_6$,分别表示分蘖前期、分蘖中期、分蘖后期、拔节孕穗期、抽穗开花期、乳熟期耗水量)对水稻光合物质生产特性的影响。结果表明: ET_1 、 ET_6 对水稻成穗率影响不显著, $ET_2 \sim ET_5$ 对水稻成穗率有显著影响,其影响由大到小依次为 ET_4 、 ET_5 、 ET_3 、 ET_2 ; ET_3 与叶面积指数呈显著正相关;叶片光合势对 ET_4 的响应最为敏感; ET_3 与有效叶面积率呈显著正相关, ET_4 与有效叶面积率、高效叶面积率的正相关关系达显著水平($P < 0.05$); ET_5 与阶段最大干物质积累量及群体生长速率呈显著正相关; ET_1 、 ET_3 和 ET_6 对茎鞘物质输出率影响不显著, ET_2 、 ET_4 和 ET_5 对其影响达显著水平($P < 0.05$),其影响由大到小依次为 ET_5 、 ET_2 、 ET_4 ;对于茎鞘物质转化率, ET_1 、 ET_4 对其影响不显著,其他时期耗水量对其影响达显著水平($P < 0.05$),其影响由大到小依次为 ET_5 、 ET_6 、 ET_3 、 ET_2 、 ET_3 对茎鞘物质转化率的影响为负效应;叶片气孔导度、蒸腾速率、叶绿素含量与净光合速率均存在线性关系,胞间 CO_2 浓度与净光合速率呈二次函数曲线关系;叶片叶绿素含量、净光合速率对 ET_4 、 ET_5 的响应关系均达极显著水平($P < 0.01$), ET_3 对净光合速率存在显著负效应。

关键词: 水稻; 黑土区; 耗水量; 光合物质生产; 光合特性; 多元回归分析

中图分类号: S274.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1298(2019)01-0263-12

Response of Photosynthate Production Characteristics of Rice to Water Consumption Process in Black Soil Region

WEI Yongxia^{1,2} RU Chen^{1,2} WU Yu^{3,4} LIU Hui^{2,5} YANG Junming^{1,2} HOU Jingxiang^{1,2}

(1. School of Water Conservancy and Civil Engineering, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China
2. Key Laboratory of High Efficiency Use of Agricultural Water Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China
3. Heilongjiang Agricultural Reclamation Survey and Research Institute, Harbin 150090, China
4. College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China
5. College of Science, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: In order to explore the response of photosynthate production characteristics of rice to water consumption process in black soil region, the experiment was carried out by lysimeter at the rice irrigation experiment station of Heilongjiang Province in 2017. The $U_7(7^6)$ experiment was conducted to analyze the effects of water consumption at each stage on photosynthate production characteristics of rice. The results showed that the effect of water consumption at early tillering stage and milky stage (ET_1 and ET_6) on tiller rate was not significant. Water consumption from the mid-tillering to heading-flowering ($ET_2 \sim ET_5$) had a significant effect on tiller rate, influence order from large to small was ET_4 , ET_5 , ET_3 and ET_2 . There was significantly positive correlation between water consumption at the late tillering stage and leaf area index. Leaf photosynthetic potential was most sensitive to ET_4 response. There was significantly

收稿日期: 2018-07-22 修回日期: 2018-08-23

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC040010101)和东北农业大学农业农村部农业水资源高效利用重点实验室开放项目(2017009)

作者简介: 魏永霞(1961—),女,教授,博士生导师,主要从事农业水土资源高效利用与保护研究,E-mail: wyx0915@163.com

通信作者: 刘慧(1981—),女,副教授,博士,主要从事农业节水理论与技术研究,E-mail: xiaolaida@163.com

positive correlation between ET_3 and effective leaf area rate, ET_4 was significantly and positively correlated with effective leaf area ratio and high efficient leaf area ratio; ET_5 was significantly and positively correlated with the maximum dry matter accumulation and population growth rate. ET_1 , ET_3 and ET_6 had no significant effect on the output rate of stem-sheath matter. ET_2 , ET_4 and ET_5 had significant effects on the output rate of stem-sheath matter ($P < 0.05$), effect order from large to small was ET_5 , ET_2 and ET_4 . For the conversion rate of stem-sheath matter, the effect of ET_1 and ET_4 on the conversion rate of stem-sheath matter was not significant, the effect of water consumption at other stages on the conversion rate of stem-sheath matter was significant ($P < 0.05$). Impact order from large to small was ET_5 , ET_6 , ET_3 and ET_2 , and the impact of ET_3 on the conversion rate of stem-sheath matter was negative. There were linear relationship between stomatal conductance, transpiration rate, chlorophyll content and net photosynthetic rate in the leaves, the relationship between intercellular CO_2 concentration and net photosynthetic rate was quadratic function curve. The response of leaf chlorophyll content and net photosynthetic rate to ET_4 and ET_5 was remarkably significant ($P < 0.01$). There was a significant negative effect of ET_3 on net photosynthetic rate.

Key words: rice; black soil region; water consumption; photosynthate material production; photosynthetic characteristics; multiple regression analysis

0 引言

作为中国重要产粮大省之一的黑龙江省水稻种植面积逐年增加,该省又是一个水资源总量偏少的省份,人均占有水资源量远远低于全国平均水平^[1]。一些地区灌溉用水短缺问题日益严重,已经严重影响了黑龙江省的国民经济和社会发展。长期以来,人们普遍认为黑土区水稻灌溉方式应以淹水灌溉为主,由于水稻自身具有一定的耐旱特性和节水潜质,且各时期对水分调控的敏感性不同,目前传统淹水栽培模式开始逐渐向节水栽培模式转变^[2],适宜的水分管理可以提高水稻生长后期的群体透光率和光合面积,促进干物质积累与运转,增加抽穗前水稻群体净光合速率,且水稻产量主要来源于光合产物,产量的高低取决于光合物质的积累量及其分配、运输和转化是否协调合理^[3]。因此,研究耗水过程与水稻干物质及光合生产特征的响应关系对揭示产量形成和高产群体调控意义重大。

水稻产量形成的过程实质上就是干物质积累与分配的过程,其光合物质生产能力和同化物向经济器官运转能力是产量形成的两个关键因素。目前,关于水稻光合物质生产特性的研究已比较深入,且研究角度广泛,其中有从灌溉模式角度出发的^[4-5],也有从种植方式角度出发的^[6-7],还有从生育期胁迫角度出发的^[8-9],有研究表明水分胁迫对水稻分蘖能力、群体光合物质生产能力、产量均存在显著影响,但也有研究表明关键生育期适当的水分胁迫对光合物质的积累影响不大,甚至产量有所增加。李树杏等^[10]认为,幼穗形成期水分胁迫后,水稻叶面积、叶绿素含量、光合指标参数均降低,复水后表现为一定的超补偿效应,同时茎鞘物质输出与转化率

显著高于对照。陆建飞等^[11]研究认为,在持续的水分胁迫下,植株干物质积累和群体生长速率均受到不利影响,且降低程度与胁迫程度呈正相关。现有研究中多数仅探讨了单一调控因素下水稻光合物质生产特性的变化,缺乏科学系统的比较分析。而在北方寒地黑土区研究耗水过程对水稻光合物质生产特性的影响较为少见。因此,本文以当地主栽、丰产性强的龙庆稻3号为试验材料,以不同生育时期控水标准为处理方式,采用 $U_7(7^6)$ 均匀试验设计,对水稻茎蘖动态、叶面积指数及光合势、有效叶面积率、高效叶面积率、群体生长速率、阶段干物质积累、茎鞘物质输出与转化及光合特征参数等进行系统研究分析,明晰水稻耗水过程对黑土区水稻干物质生产、光合生产特性的响应关系和调控效果,进而为黑土区水稻高产节水栽培提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验区位于黑龙江省庆安县和平灌区水稻灌溉试验站基地,该试验站地处北纬 $46^{\circ}41' \sim 47^{\circ}4'$,东经 $127^{\circ}20' \sim 127^{\circ}49'$,属于北温带半干旱、半湿润的大陆性气候。多年平均降水量 550 mm,多年平均温度 $2.5^{\circ}C$,全年无霜期 128 d。试区土壤种类为白浆型水稻土,容重 $1.02 g/cm^3$,孔隙度 61.6%, $0 \sim 30$ cm 土层体积饱和含水率平均为 55.5%。土壤基础理化指标:pH 值为 6.51、有机质质量比 41.5 g/kg、全氮质量比 15.10 g/kg、全磷质量比 15.21 g/kg、全钾质量比 20.09 g/kg、碱解氮质量比 153.98 mg/kg、有效磷质量比 25.21 mg/kg 与速效钾质量比 157.19 mg/kg。

1.2 试验设计

试验在 HSY. XHZ-1 型自动称重式蒸渗仪(测

筒高 1.5 m, 直径 1.13 m, 表面积 1 m², 测量精度 100 g) 内进行, 供试水稻品种为龙庆稻 3 号, 插秧规格为行株距 22.5 cm × 12.5 cm, 共 4 行 24 穴, 每穴定苗 5 株, 并配备移动式遮雨棚, 防止降雨的干扰。蒸渗仪四周种植同一品种水稻作为保护田。根据作物各生育阶段时长近等原则, 将水稻生育期划分为 6 个阶段, 以水稻 6 个生育时期耗水量为试验因素, 采用 U₇(7⁶) 均匀试验设计, 在试验范围内挑选出具有代表性的试验点, 这些点在试验范围内充分均衡分散, 并能够反映体系的主要特征。60% 土壤饱和含水率是水稻生长发育相对较低的水分控制标准, 设置 60% ~ 100% 的水分控制标准为重度调亏, 依次较均匀地选取重度调亏与适宜灌水下限间的不同田面水层深度和土壤湿度, 直至设置 20 ~ 30 mm 的田面

水层深度为水分控制的最高标准, 即完成 6 个土壤水分控制标准的选取, 对照处理(CK)水分按正常灌溉的水分条件管理进行设计, 同时能够保证均匀设计中各时期不同处理间控水标准存在一定差异, 从而可探究各阶段耗水量对指标的影响及指标的变化规律。共 7 个处理, 3 次重复, 共 21 个蒸渗仪。各处理水稻各生育时期水分调控标准见表 1。各处理均采用相同田间管理方法, 施肥、除草等均保持一致, 全生育期总施氮量为 110 kg/hm², 基肥、分蘖肥、促花肥、保花肥比例为 4.5 : 2 : 1.5 : 2; 施 P₂O₅ 45 kg/hm², 全部用于基肥一次性施入; 施 K₂O 80 kg/hm², 以基肥和水稻 8.5 叶龄时期(幼穗分化期)两次施入, 比例为 1 : 1。于 2017 年 5 月 18 日插秧, 9 月 20 日收获。

表 1 水稻不同生育阶段水分控制标准

Tab. 1 Water control standards at different growth stages of rice

处理	分蘖前期	分蘖中期	分蘖后期	拔节孕穗期	抽穗开花期	乳熟期
T1	60% ~ 100%	70% ~ 100%	80% ~ 100%	90% ~ 100%	0 ~ 30 mm	20 ~ 30 mm
T2	70% ~ 100%	90% ~ 100%	20 ~ 30 mm	60% ~ 100%	80% ~ 100%	0 ~ 30 mm
T3	80% ~ 100%	20 ~ 30 mm	70% ~ 100%	0 ~ 30 mm	60% ~ 100%	90% ~ 100%
T4	90% ~ 100%	60% ~ 100%	0 ~ 30 mm	70% ~ 100%	20 ~ 30 mm	80% ~ 100%
T5	0 ~ 30 mm	80% ~ 100%	60% ~ 100%	20 ~ 30 mm	90% ~ 100%	70% ~ 100%
T6	20 ~ 30 mm	0 ~ 30 mm	90% ~ 100%	80% ~ 100%	70% ~ 100%	60% ~ 100%
CK	0 ~ 30 mm					

注: “%” 为占土壤饱和含水率的百分比, “mm” 为水层深度。

1.3 观测指标与方法

1.3.1 作物耗水量

每日 08:00 采用便携式土壤水分速测仪观测蒸渗仪内表层土的水分变化(无水层), 采用专用水尺测定水层深度的变化(有水层); 土壤水分到达控制下限即灌至设计上限, 灌水前后需加测, 灌水量由水表读出。并于每日 08:00 使用称重式蒸渗仪获取总体质量, 根据前后的质量差计算水稻每天实际蒸散量(耗水量), 由于试验在自动感应式遮雨棚内进行, 且蒸渗仪底部有底, 故不考虑生长季内降雨量、地表径流量、地下水补给量的影响。作物耗水量计算公式为

$$ET_i = \Delta W_i + I_i \quad (1)$$

式中 ET_i ——阶段耗水量, mm

ΔW_i ——阶段储水量差值, mm

I_i ——阶段灌水量, mm

i ——生育阶段, i 为 1、2、3、4、5、6 分别代表分蘖前期、分蘖中期、分蘖后期、拔节孕穗期、抽穗开花期和乳熟期

1.3.2 水稻茎蘖消长动态及成穗率

于分蘖前期开始每个蒸渗仪选取 3 株长势一致

的植株, 定点定时观测水稻茎蘖消长动态, 每隔 7 d 左右观测 1 次, 记录最高分蘖数, 观测至分蘖数稳定为止, 成穗率计算公式为

$$E_{TP} = E_{PM} / P_{max} \times 100\% \quad (2)$$

式中 E_{TP} ——水稻成穗率, %

E_{PM} ——成熟期有效穗数

P_{max} ——最高分蘖数

1.3.3 水稻叶面积指数、光合势及有效叶面积率、高效叶面积率

于分蘖前期、分蘖中期、分蘖后期、拔节孕穗期、抽穗开花期、乳熟期和成熟期分别进行取样分析, 对每个蒸渗仪进行平米茎数调查, 算出平均值, 按照平均值每处理各取代表性植株 3 穴用于分析, 采用长宽系数法(系数为 0.75)得到叶面积。在抽穗开花期测定叶面积时, 将叶面积分为总叶面积(所有茎蘖的叶面积)、有效叶面积(有效茎蘖叶面积)和高效叶面积(有效茎蘖顶三叶叶面积)。相关计算公式为

$$LAI = S_l / S_g \quad (3)$$

$$Q = (L_1 + L_2) (T_2 - T_1) / 2 \quad (4)$$

$$E_{LR} = S_e / S_l \times 100\% \quad (5)$$

$$H_{ELR} = S_i/S_c \times 100\% \quad (6)$$

式中 LAI——叶面积指数

S_i ——叶片总面积, m^2

S_g ——土地面积, m^2

Q ——光合势, $(m^2 \cdot d)/m^2$

L_1, L_2 ——前后两次测定的叶面积指数

T_1, T_2 ——相邻两次测定的时间, d

E_{LR} ——有效叶面积率, %

S_c ——有效茎蘖叶面积, m^2

H_{ELR} ——高效叶面积率, %

S_i ——有效茎蘖顶三叶叶面积, m^2

1.3.4 水稻阶段干物质积累量、分配与转运

分别于分蘖前期至成熟期,每处理选取代表性植株3穴,将样品地上各部分(叶片、茎鞘、穗)擦拭表面灰尘后分别装袋,把各时期样品装袋后于105℃杀青30 min,调至80℃干燥至恒定质量,冷却后用精度0.01 g电子秤测定,阶段干物质积累量为相邻两个时期干物质积累量的差值。水稻群体生长速率以及茎鞘物质输出率与转化率计算公式分别为

$$C_{GR} = (W_2 - W_1)/(T_2 - T_1) \quad (7)$$

$$E_{PMSS} = (W_{sh} - W_{sm})/W_{sh} \times 100\% \quad (8)$$

$$T_{PMSS} = (W_{sh} - W_{sm})/W_{gm} \times 100\% \quad (9)$$

式中 C_{GR} ——水稻群体生长速率, $g/(穴 \cdot d)$

W_1, W_2 ——前后两次测定的干物质质量, $g/穴$

E_{PMSS} ——茎鞘物质输出率, %

W_{sh} ——抽穗开花期茎鞘干物质质量, $g/穴$

W_{sm} ——成熟期茎鞘干物质质量, $g/穴$

T_{PMSS} ——茎鞘物质转化率, %

W_{gm} ——成熟期籽粒干物质质量, $g/穴$

1.3.5 功能叶叶绿素含量及光合特征参数

每个蒸渗仪选取3个测试样点进行观测,在各生育时期对已标记的代表性单株功能叶进行测定,采用SPAD-502型叶绿素仪测定功能叶叶绿素含量(SPAD);采用美国LI-COR公司生产的LI-6400型光合仪在每个生育期的10:00—11:00测定功能叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i),数据由仪器自动读出。

1.4 数据处理方法

以分蘖前期、分蘖中期、分蘖后期、拔节孕穗期、抽穗开花期、乳熟期的耗水量为变量,采用多元回归分析与因变量建立水分响应方程,对方程及各变量进行显著性检验;运用Excel进行数据处理,Origin 9.0作图,SPSS 22.0作回归统计分析;多重比较采用LSD法,显著水平取0.05。

2 结果与分析

2.1 耗水过程对水稻茎蘖消长动态及成穗率的影响

分蘖是水稻的重要生物学特性之一,是扩大群体的主要方式。由图1可知,各处理茎蘖数均呈现先快速增加后又缓慢降低的单峰曲线变化趋势。分蘖前期、中期连续亏水的T1处理茎蘖数(7月7日)仅为15.8个/穴,显著低于其他处理。由于T6与CK处理在分蘖前期、中期供水充足,使其在分蘖中期提前达到最高茎蘖数,最高茎蘖数分别为23、24个/穴;至分蘖后期(7月14日),T1~T5处理均达到全生育期最大茎蘖数,其中T5处理遭受严重干旱胁迫,导致水稻茎蘖增长速度迟缓,最大茎蘖数仅为18.6个/穴。随着生育进程的推进,水稻茎蘖数逐渐降低,T1处理虽然在抽穗开花期(8月5日)进行旱后复水,但其茎蘖数依然较低(14.2个/穴)。乳熟期各处理茎蘖数为14.00~18.26个/穴。

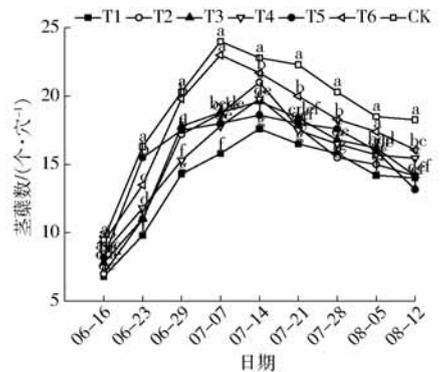


图1 不同处理茎蘖消长动态曲线

Fig.1 Dynamic curves of tiller of different treatments

由图2可知,不同时期控水标准对水稻成穗率调控效果明显,T1处理成穗率是CK处理1.05倍,T5与T6处理成穗率差异未达显著水平($P > 0.05$)。建立成穗率(E_{TP})关于阶段耗水量($ET_1 \sim ET_6$)的水分响应方程为

$$E_{TP} = 17.895 + 0.030ET_1 + 0.132ET_2 - 0.147ET_3 + 0.391ET_4 + 0.350ET_5 + 0.075ET_6 \quad (R^2 = 0.937, P < 0.01) \quad (10)$$

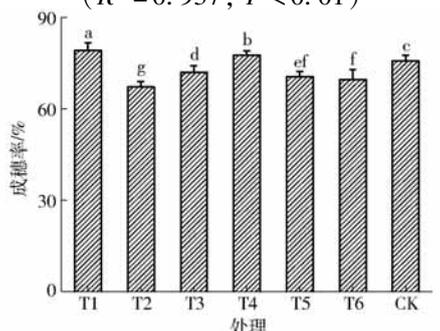


图2 不同处理水稻成穗率

Fig.2 Rice panicle rate of different treatments

在 0.01 条件下达极显著水平, 决定系数 $R^2 = 0.937$, 表明该方程拟合效果良好。由式(10)可知, ET_1 、 ET_6 未通过显著性检验 ($P_1 = 0.187, P_6 = 0.085$), 表明分蘖前期、乳熟期耗水量对成穗率影响不显著。 ET_2 、 ET_3 、 ET_4 和 ET_5 通过显著性检验 ($P_2 = 0.027, P_3 = 0.021, P_4 = 0.005, P_5 = 0.007$), 其中 ET_3 系数为负, 表明分蘖后期耗水量对成穗率存在显著负影响。

2.2 耗水过程对水稻叶面积指数及光合势的影响

水稻产量主要来源于光合产物, 叶片是进行光合作用、制造光合产物的主要器官, 合理的叶面积是实现水稻高产的重要保证^[12]。由图 3a(图中 TP、FT、MT、LT、JB、HF、MI、MA 分别表示移栽、分蘖前期、中期、后期、拔节孕穗期、抽穗开花期、乳熟期、成熟期)可知, 随着生育期推进各处理叶面积指数(LAI)先增后减, 在拔节孕穗期达到峰值。在分蘖前期, 各处理间 LAI 差异不显著, 分蘖中期各处理 LAI 差异逐渐显现, T1 与 T4 处理亏水程度大于其他处理, LAI 仅为 CK 处理的 55.37%、58.72%; T2 与 T4 处理分蘖后期进行复水后表现出一定的补偿效应, 其 LAI 增长幅度均高于 CK 处理; 拔节孕穗期各处理 LAI 均低于 CK 处理, 其中 T5 处理 LAI 较前一时段增长幅度大于 CK 处理, 为 1.69; 抽穗开花期各处理 LAI 在 3.01 ~ 5.12 之间, CK 处理显著高于其他处理, 拔节孕穗期、抽穗开花期连续亏水的 T6 处理 LAI 减小幅度最大, 为 0.94。乳熟期后叶片光合产物及营养物质更易向穗部籽粒转运, 叶片逐渐枯

黄且水分胁迫会加速此现象发生, 成熟期各处理 LAI 降至 1.38 ~ 2.21。拔节孕穗期叶面积指数 (LAI_{max}) 与阶段耗水量 ($ET_1 \sim ET_4$) 的相关系数见表 2。由表可知, ET_1 、 ET_2 、 ET_4 与 LAI_{max} 的相关性未达显著水平 ($P > 0.05$), 而 ET_3 与 LAI_{max} 相关关系达显著水平, 表明分蘖后期耗水量对 LAI_{max} 影响较其他时期更为显著。

光合势(Q)是单位土地面积的绿叶面积与光合时间的乘积, 由叶面积指数及其持续时间的长短共同决定。由图 3b 可知, 各处理 Q 随着生育期推进呈不断上升趋势, MI - MA 阶段达到全生育期最大值。FT - MT、MT - LT 阶段均以 T1 处理最低, 分别为 14.25、15.3 ($m^2 \cdot d$)/ m^2 ; LT - JB 阶段处理间差异均达显著水平 ($P < 0.05$); 经历连续亏水的 T2 处理, Q 在 JB - HF 阶段较 CK 处理降低 31.48%; JB - HF 与 HF - MI 阶段各处理 Q 均值为 56.96、58.20 ($m^2 \cdot d$)/ m^2 , 差异不显著; MI - MA 阶段各处理 Q 均值增加至 84.43 ($m^2 \cdot d$)/ m^2 , 处理间差异达显著水平 ($P < 0.05$)。水稻籽粒的灌浆物质大部分来自于抽穗前后叶片的贮积和后期由叶片转运到穗部的非结构性碳水化合物, 同时叶片光合势与植物群体生产力之间的关系极为密切, MI - MA 阶段最大光合势 (Q_{max}) 与阶段耗水量 ($ET_1 \sim ET_6$) 的相关系数见表 2。由表 2 可知, ET_1 、 ET_2 、 ET_3 和 ET_6 与 Q_{max} 的相关关系不显著, ET_4 和 ET_5 通过显著性检验且相关系数为正, 表明拔节孕穗期、抽穗开花期耗水量对 Q_{max} 存在显著正影响。

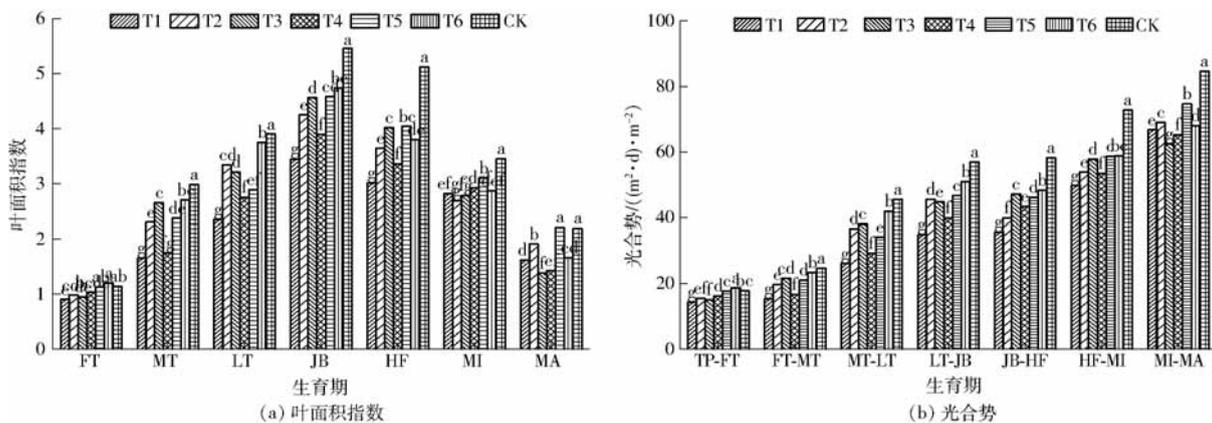


图 3 各生育时期不同处理叶面积指数及光合势

Fig. 3 Leaf area index and photosynthetic potential of different treatments at different growth stages

表 2 阶段耗水量与 LAI_{max} 及 Q_{max} 的相关系数

Tab. 2 Correlation coefficients between rice LAI_{max} , Q_{max} and water consumption

指标	阶段耗水量					
	ET_1	ET_2	ET_3	ET_4	ET_5	ET_6
LAI_{max}	0.032	0.653	0.714*	0.217		
Q_{max}	-0.086	0.583	0.212	0.702*	0.680*	0.102

注: * 表示相关性在 $P < 0.05$ 水平下显著, 下同。

2.3 抽穗开花期有效叶面积率和高效叶面积率

抽穗开花期有效叶面积率和高效叶面积率高是群体质量高的基本特征之一, 是抽穗后群体光合生产能力旺盛的生理基础和重要保证^[13]。对抽穗开花期叶面积组成分析表明(图 4), 有效叶面积率为 90.76% ~ 96.32%, 各处理间差异达显著水平 ($P < 0.05$), T6 处理最高, CK 处理次之, T4 处理最低; 高

效叶面积率在不同水分处理间存在显著差异,抽穗开花期各处理有效、高效叶面积率的变化趋势较为接近,CK 处理最大为 75.59%,较其他处理增幅为 1.57%~9.65%。表 3 为阶段耗水量与有效、高效叶面积率的相关系数,由表 3 可知,有效叶面积率与 ET_1 、 ET_2 和 ET_5 呈不显著正相关,与 ET_3 、 ET_4 呈显著正相关,在这两个生育阶段增加耗水量将显著提高有效叶面积率;而高效叶面积率仅与 ET_4 呈显著正相关,表明拔节孕穗期耗水量对高效叶面积率起到显著调控效果。

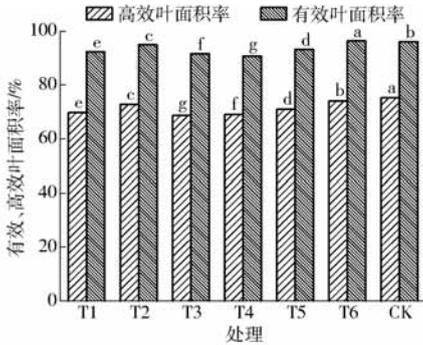


图 4 抽穗开花期有效叶面积率和高效叶面积率

Fig. 4 Rice effective and high effective leaf area ratio at heading-flowering stage

2.4 耗水过程对水稻阶段干物质积累量与群体生长速率的影响

群体生长速率即单位面积上群体干物质的积累速率,是水稻白天冠层表观总光合作用与夜晚维持呼吸的平衡结果,也是描述群体生长速度和群体光合速率的重要指标。各处理水稻阶段干物质积累量

表 3 阶段耗水量与水稻有效叶面积率及高效叶面积率的相关系数

Tab. 3 Correlation coefficients between rice effective and high effective leaf area ratio and water consumption

指标	阶段耗水量				
	ET_1	ET_2	ET_3	ET_4	ET_5
有效叶面积率	0.290	0.651	0.690*	0.728*	0.490
高效叶面积率	0.165	0.583	0.636	0.692*	0.389

(D_{MA}) 及群体生长速率 (C_{GR}) 见表 4,水稻各处理 D_{MA} 和 C_{GR} 均表现为双峰曲线变化趋势,表明水分胁迫会一定程度改变同时期各处理的生长动态,但并没有改变水稻冠部生长的总体趋势。TP-FT 阶段 CK 处理 D_{MA} 和 C_{GR} 显著高于其他处理, T1 处理的 D_{MA} 和 C_{GR} 最低,分别为 2.15 g/穴、0.14 g/(穴·d)。FT-MT 阶段各处理 D_{MA} 和 C_{GR} 均值较分蘖前期分别提高 4.10 g/穴、0.40 g/(穴·d), T6 处理 D_{MA} 、 C_{GR} 与 CK 处理差异不显著,其他亏水处理 D_{MA} 及 C_{GR} 由大到小均表现为 T3、T5、T2、T4、T1。T2 与 T4 处理 MT-LT 阶段 C_{GR} 与 CK 处理差异不显著。拔节孕穗期土壤水分调控对各处理 D_{MA} 作用效果明显,各处理间差异达显著水平 ($P < 0.05$)。JB-HF 阶段各处理 D_{MA} 和 C_{GR} 达到最大值,其中遭受重旱的 T6 处理 D_{MA} 和 C_{GR} 最低,较 CK 处理分别降低 23.36%、23.64%。T4 处理乳熟期 C_{GR} 最大为 0.56 g/(穴·d),较 CK 处理提高 9.80%。在适宜的前期物质生产量的基础上,促进中后期的物质生产能力,提高拔节至抽穗期的物质生产量是水稻高产的物质基础^[13]。表 5 为阶段耗水量 ($ET_1 \sim ET_5$) 与 JB-HF 阶段干物

表 4 各生育时期水稻阶段干物质积累量及群体生长速率

Tab. 4 Dry matter accumulation and population growth rate of rice at different growth stages

指标	处理	生育时期					
		TP-FT	FT-MT	MT-LT	LT-JB	JB-HF	HF-MI
干物质积累量/(g·穴 ⁻¹)	T1	2.15 ^e	5.87 ^f	5.18 ^g	6.79 ^g	11.36 ^a	7.93 ^e
	T2	2.45 ^f	7.02 ^d	7.49 ^a	7.40 ^f	8.50 ^{efg}	6.87 ^f
	T3	2.55 ^{ef}	8.01 ^b	6.06 ^d	9.70 ^b	8.41 ^{fg}	6.06 ^g
	T4	2.80 ^d	6.78 ^e	6.53 ^b	7.56 ^e	9.92 ^c	9.54 ^a
	T5	4.30 ^{bc}	7.58 ^c	5.47 ^f	9.18 ^c	9.51 ^d	8.59 ^c
	T6	4.15 ^c	8.16 ^a	5.74 ^e	8.25 ^d	8.40 ^g	8.28 ^d
	CK	4.50 ^a	8.19 ^a	6.11 ^{cd}	10.31 ^a	10.96 ^b	8.61 ^{bc}
	平均	3.27	7.37	6.08	8.45	9.58	7.98
群体生长速率/(g·(穴·d) ⁻¹)	T1	0.14 ^f	0.49 ^e	0.40 ^d	0.57 ^g	1.13 ^a	0.47 ^{abc}
	T2	0.16 ^e	0.59 ^c	0.58 ^a	0.62 ^f	0.85 ^{de}	0.40 ^{bc}
	T3	0.17 ^{de}	0.67 ^a	0.47 ^{abcd}	0.81 ^b	0.84 ^e	0.36 ^c
	T4	0.19 ^c	0.57 ^d	0.50 ^{abcd}	0.63 ^{ef}	0.99 ^{bc}	0.56 ^a
	T5	0.29 ^{ab}	0.63 ^b	0.42 ^{cd}	0.77 ^c	0.95 ^{cde}	0.51 ^{ab}
	T6	0.28 ^b	0.68 ^a	0.44 ^{bcd}	0.69 ^d	0.83 ^e	0.49 ^{abc}
	CK	0.30 ^a	0.68 ^a	0.47 ^{abcd}	0.86 ^a	1.10 ^{ab}	0.51 ^{ab}
	平均	0.22	0.62	0.47	0.71	0.96	0.47

注:同一列不同小写字母表示在 $P < 0.05$ 水平下显著,下同。

质积累量与群体生长速率 (D_{max} 、 C_{max}) 的相关系数, 由表 5 可知, D_{max} 、 C_{max} 与 ET_1 、 ET_2 、 ET_4 和 ET_5 呈正相关, 与 ET_3 相关关系均达显著水平 ($P < 0.05$), 表明分蘖前期、分蘖中期、拔节孕穗期、抽穗开花期耗水量对 D_{max} 、 C_{max} 均有正向调控作用, 抽穗开花期耗水量最为明显, 而分蘖后期耗水量对其均表现出一定负影响。

表 5 阶段耗水量与 JB-HF 阶段水稻干物质积累量及群体生长速率的相关系数

Tab. 5 Correlation coefficients between rice D_{max} and C_{max} and water consumption

指标	阶段耗水量				
	ET_1	ET_2	ET_3	ET_4	ET_5
D_{max}	0.266	0.683*	-0.123	0.389	0.713*
C_{max}	0.223	0.648	-0.081	0.363	0.687*

2.5 耗水过程对水稻中后期干物质分配及输出转化特性的影响

表 6 为水稻各器官的干物质分配率。由表 6 可知, 随着水稻生育期的推进, 叶片光合作用的产物不断向籽粒运输且逐步衰败, 使得干物质在叶片中的分配率逐渐降低, 各处理从分蘖前期的 32.56% ~

35.76% 降低至成熟期的 6.97% ~ 9.30%。光合作用产物储存在茎鞘中的干物质随生育期推进不断调运到籽粒库, 呈现出先增大后减小的变化趋势, 从拔节孕穗期最大的 67.59% ~ 72.99% 降低至成熟期的 33.30% ~ 36.57%, 穗分配率则从抽穗开花期 21.25% ~ 25.17% 增加至 55.23% ~ 58.28%。分蘖前期水稻叶片及茎鞘干物质分配率的差异逐渐显现, T1 处理显著低于其他处理, 叶片干物质分配率随着水分胁迫程度增加呈降低趋势, 茎鞘干物质分配率则相反。分蘖中期 T4 处理叶片分配率略高于 CK 处理, T5 处理茎鞘干物质分配率较 CK 处理提高 3.86%。拔节孕穗期 T3 处理叶片干物质分配率最高为 32.41%, 较 CK 处理提高 7.07%, 该时期 T1 处理茎鞘分配率显著高于其他处理。抽穗开花期叶片干物质分配率以 CK 处理最高, 为 18.44%, T5 与 T6 处理差异不显著, 各处理茎鞘干物质分配率为 56.38% ~ 62.32%, T2 与 T4 处理差异未达显著水平 ($P > 0.05$), CK 处理穗干物质分配率最高 (25.17%)。随着茎鞘、叶片中积累的光合产物向穗部籽粒转运, 乳熟期各处理穗干物质分配率增加至 38.26% ~ 45.03%; 成熟期各处理叶片、茎鞘干

表 6 水稻各器官的干物质分配率

Tab. 6 Distribution rate of dry matter in different organs of rice

器官	处理	生育时期						
		FT	MT	LT	JB	HF	MI	MA
叶片	T1	32.56 ^g	32.79 ^e	27.57 ^g	27.01 ^f	16.43 ^f	10.92 ^g	8.17 ^{de}
	T2	33.69 ^f	33.40 ^e	29.32 ^d	28.50 ^d	18.06 ^b	13.68 ^c	8.63 ^c
	T3	34.59 ^e	31.45 ^f	35.34 ^a	32.41 ^a	18.31 ^a	14.48 ^a	7.45 ^f
	T4	35.02 ^d	33.86 ^a	29.04 ^e	28.32 ^e	16.86 ^e	14.12 ^b	8.10 ^e
	T5	35.76 ^a	29.72 ^g	28.12 ^f	32.33 ^a	17.27 ^d	13.05 ^d	8.97 ^b
	T6	35.23 ^c	33.15 ^d	33.77 ^b	31.75 ^b	17.33 ^{cd}	12.37 ^{ef}	6.97 ^g
	CK	35.56 ^b	33.58 ^b	33.33 ^c	30.27 ^c	18.44 ^a	12.29 ^f	9.30 ^a
	平均	34.63	32.56	30.93	30.08	17.53	12.99	8.23
茎鞘	T1	67.44 ^a	67.21 ^c	72.43 ^a	72.99 ^a	62.32 ^a	45.54 ^b	33.55 ^f
	T2	66.31 ^b	66.60 ^e	70.68 ^d	71.50 ^e	58.81 ^e	44.74 ^c	34.86 ^e
	T3	65.41 ^c	68.55 ^b	64.66 ^g	67.59 ^{fg}	58.11 ^f	47.26 ^a	36.57 ^a
	T4	64.98 ^d	66.14 ^g	70.96 ^c	71.68 ^b	58.85 ^{de}	41.94 ^g	35.16 ^d
	T5	64.24 ^g	70.28 ^a	71.88 ^b	67.67 ^g	59.69 ^{bc}	42.83 ^{ef}	35.80 ^{bc}
	T6	64.77 ^e	66.85 ^d	66.23 ^f	68.25 ^e	59.54 ^c	43.60 ^d	35.72 ^c
	CK	64.44 ^f	66.42 ^f	66.67 ^e	69.73 ^d	56.38 ^g	42.68 ^f	33.30 ^g
	平均	65.37	67.44	69.07	69.92	59.10	44.08	34.99
穗	T1					21.25 ^g	43.53 ^e	58.28 ^a
	T2					23.12 ^{ef}	41.58 ^f	56.52 ^f
	T3					23.57 ^c	38.26 ^g	55.98 ^d
	T4					24.29 ^b	43.94 ^d	56.74 ^c
	T5					23.04 ^f	44.12 ^{bc}	55.23 ^g
	T6					23.13 ^{def}	44.03 ^{cd}	57.30 ^e
	CK					25.17 ^a	45.03 ^a	57.40 ^{bc}
	平均					23.37	42.93	56.78

物质分配率均达最低水平,其中T3处理穗干物质分配率较抽穗开花期增加最为明显,为17.72个百分点。

抽穗前茎鞘所储藏的光合产物向穗的输出与转换特性直接影响着水稻产量的形成。各处理水稻茎鞘物质输出及转化特性差异明显(图5)。水稻茎鞘物质输出率(E_{PMSS})和转化率(T_{PMSS})分别为12.05%~15.48%和9.32%~12.94%。 E_{PMSS} 和 T_{PMSS} 均以T4处理最高,分别为CK处理的1.06、1.16倍,T6与CK处理 E_{PMSS} 差异不显著;各处理间 T_{PMSS} 差异均达显著水平($P < 0.05$)。分别建立 E_{PMSS} 、 T_{PMSS} 与阶段耗水量($ET_1 \sim ET_6$)的水分响应方程为

$$E_{PMSS} = 1.162 + 0.027ET_1 + 0.063ET_2 - 0.027ET_3 + 0.048ET_4 + 0.096ET_5 + 0.035ET_6$$

$$(R^2 = 0.786, P = 0.037) \quad (11)$$

$$T_{PMSS} = 1.461 + 0.009ET_1 + 0.038ET_2 - 0.043ET_3 + 0.023ET_4 + 0.079ET_5 + 0.061ET_6$$

$$(R^2 = 0.804, P = 0.019) \quad (12)$$

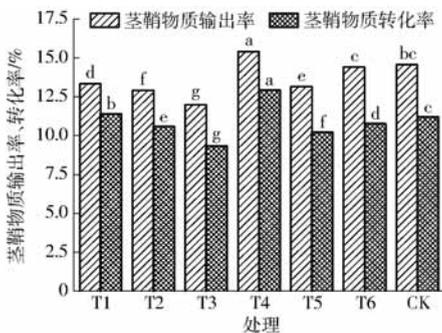


图5 水稻各处理茎鞘物质输出率和茎鞘物质转化率

Fig. 5 E_{PMSS} and T_{PMSS} of different treatments

两方程均达显著或极显著水平,决定系数 R^2 均较高,表明方程的拟合效果良好。在方程(11)中, ET_1 、 ET_3 和 ET_6 未通过显著性检验($P_1 = 0.068$, $P_3 = 0.071$, $P_6 = 0.058$),表明分蘖前期、分蘖后期、乳熟期耗水量对 E_{PMSS} 影响不显著;其中 ET_5 通过显著性检验且系数最大($P_5 = 0.004$),表明抽穗开花期耗水量对 E_{PMSS} 影响最大。在方程(12)中, ET_1 、 ET_4 未通过显著性检验($P_1 = 0.107$, $P_4 = 0.075$)。表明分蘖前期、拔节孕穗期耗水量对 T_{PMSS} 影响不显著,其余变量在0.01或0.05条件下显著($P_2 = 0.036$, $P_3 = 0.027$, $P_5 = 0.006$, $P_6 = 0.019$),表明这些时期耗水量对 T_{PMSS} 有显著或极显著影响, ET_3 对其有显著负影响。

2.6 耗水过程对水稻抽穗开花期叶绿素含量及光合特征参数影响

由表7可以看出,各处理抽穗开花期功能叶叶

绿素含量及光合特征参数因胁迫程度不同有所差异。对于抽穗开花期叶绿素含量(SPAD),除T3、T5处理外,其他处理间差异显著,T1处理SPAD较CK处理减少比例最大,为15.01%;CK处理 P_n 显著高于其他处理,而T1处理 P_n 仅为CK处理的77.86%。T3处理 G_s 最低,为0.30 mol/(m²·s),与T1、T2处理差异不显著;T4处理 T_r 较CK处理降低9.42%,T6处理受旱程度较为严重,其 T_r 依然较高,为5.14 mmol/(m²·s);对于 C_i ,T1、T2和T6处理间差异不显著,T4处理仅次于CK处理,是其93.05%。叶绿素含量与净光合速率是影响叶片光合作用的两个重要因素,本研究表明,抽穗期功能叶叶绿素含量及净光合速率与水稻产量均呈极显著正相关,相关系数分别达0.928、0.883($P < 0.001$)。且由图6(图中 S_{PAD} 为叶绿素含量)可知,叶片 G_s 、 T_r 与 P_n 均存在线性正相关关系,叶片 P_n 随着 G_s 、 T_r 的增加呈线性递增趋势;叶片 C_i 与 P_n 呈二次函数抛物线关系,当 C_i 增加时 P_n 也随着增加,而后趋于平缓。由SPAD与 P_n 的关系可知,两者存在极显著线性正相关关系($P < 0.001$),表明各项光合参数均对净光合速率产生一定影响,同时叶绿素含量与净光合速率的关系极为密切,共同决定了抽穗后水稻的光合物质生产。建立阶段耗水量($ET_1 \sim ET_5$)与抽穗开花期叶绿素含量(SPAD)及净光合速率(P_n)的水分响应方程为

$$S_{PAD} = 25.270 + 0.038ET_1 + 0.080ET_2 + 0.059ET_3 + 0.097ET_4 + 0.153ET_5$$

$$(R^2 = 0.845, P = 0.013) \quad (13)$$

$$P_n = 8.819 + 0.007ET_1 + 0.080ET_2 - 0.019ET_3 + 0.039ET_4 + 0.072ET_5$$

$$(R^2 = 0.882, P < 0.001) \quad (14)$$

两个方程决定系数 R^2 较高,表明拟合效果较为理想。方程(13)中, ET_1 、 ET_3 未通过显著性检验($P_1 = 0.118$, $P_3 = 0.065$),表明分蘖前期、后期耗水量对SPAD影响不显著; ET_2 、 ET_4 和 ET_5 通过显著性检验($P_2 = 0.028$, $P_4 = 0.008$, $P_5 = 0.003$),表明分蘖中期、拔节孕穗期与抽穗开花期耗水量对SPAD存在显著或极显著影响。方程(14)中, ET_1 未通过显著性检验($P_1 = 0.092$),其他变量对 P_n 的影响均达到显著水平($P_2 = 0.001$, $P_3 = 0.038$, $P_4 = 0.009$, $P_5 = 0.004$)。 ET_2 系数最大,表明分蘖中期耗水量对 P_n 的正效应最大, ET_3 系数为负,表明分蘖后期耗水量对 P_n 有显著负效应。

3 讨论

水稻分蘖是影响水稻产量的重要农艺性状之一,

表 7 抽穗开花期功能叶绿素含量及光合特征参数

Tab.7 SPAD and photosynthetic characteristic parameters of leaves at heading-flowering stage

处理	叶绿素含量 SPAD/ %	净光合速率 P_n / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度 G_s / ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r / ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i / ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)
T1	44.83 ^g	17.13 ^g	0.35 ^{efg}	4.50 ^f	328 ^{fg}
T2	46.00 ^f	17.98 ^{efg}	0.32 ^{fg}	4.65 ^{ef}	325 ^g
T3	47.15 ^{de}	17.57 ^{fg}	0.30 ^g	4.31 ^g	335 ^{def}
T4	51.17 ^b	21.00 ^b	0.40 ^{cde}	5.00 ^{cd}	348 ^{bc}
T5	47.00 ^e	19.05 ^d	0.42 ^{bcd}	4.86 ^d	346 ^c
T6	49.52 ^c	19.43 ^{cd}	0.38 ^{de}	5.14 ^{bc}	332 ^{efg}
CK	52.75 ^a	22.00 ^a	0.51 ^a	5.52 ^a	374 ^a
平均	48.44	19.17	0.38	4.85	341.14

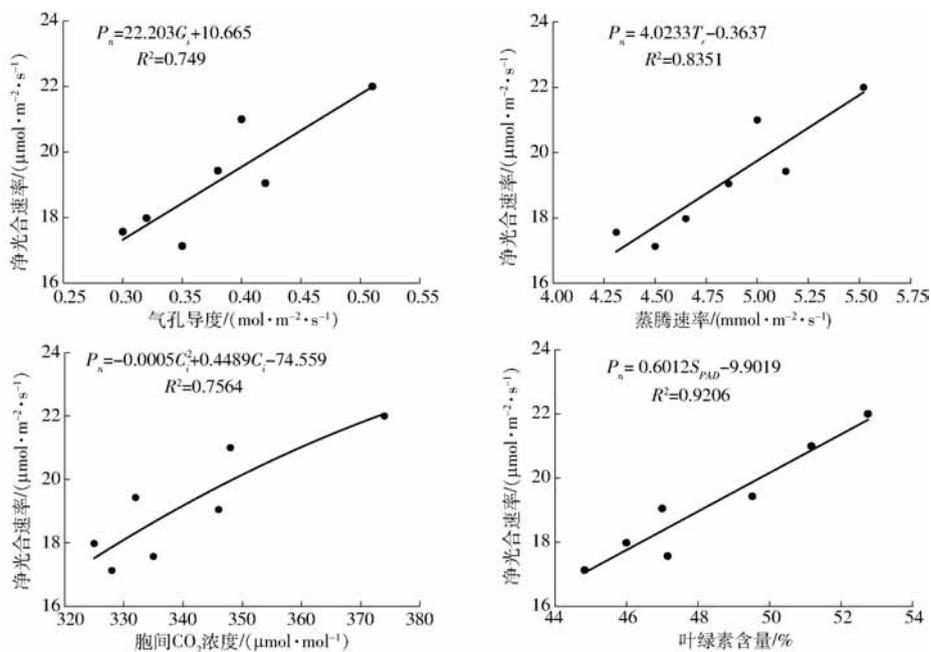


图 6 叶片 G_s 、 T_r 、 C_i 和 SPAD 与 P_n 拟合效果

Fig.6 Fitting charts of G_s , T_r , C_i , SPAD and P_n

水稻茎蘖消长动态变化规律是由新生分蘖的产生和无效分蘖的消亡过程共同作用形成的,它决定着水稻最终穗数进而影响水稻产量^[14]。本研究结果表明,T4 处理虽然在分蘖后期复水,但其分蘖能力依然受到影响,说明水分胁迫不仅对当前生育期造成不利影响,还能够对下一阶段茎蘖数产生持续后效作用。T1 处理成穗率虽然最高,但前期持续的水分胁迫导致水稻分蘖基数偏低,这样的高成穗率是以牺牲茎蘖数量为前提而获得的,显然意义不大。研究结果还表明, ET_3 对成穗率影响为负,因为分蘖后期是水稻由营养生长为主向生殖生长的转换期,这一阶段的分蘖多为无效分蘖,控制田间水分可以有效抑制水稻的无效分蘖,有利于成穗率提高; ET_4 比 ET_5 对成穗率影响更大,分析其原因是拔节孕穗期是水稻生理需水的最重要时期,也是水稻产量库容建立的关键时期,此时土壤水分胁迫对水稻颖花分化和退化产生深刻影响,并且影响了植株的光合

作用和干物质积累,使得新分蘖株体不能及时获取营养,从而影响有效分蘖的形成而降低成穗率^[15]。

叶面积指数是反映作物群体对光能利用率的重要指标,研究不同程度水分胁迫群体叶面积的消长动态,对节水高产栽培具有重要意义。叶面积增大在一定程度上有利于叶片光合能力的增强,促进有机质的积累,满足籽粒灌浆需要^[16]。本研究结果发现,T2 与 T4 处理分蘖后期复水后 LAI 表现出一定的补偿效应,用来弥补水分亏缺引起的叶片数量的减少;T5 处理拔节孕穗期 LAI 增长幅度最大,表明前一时期受旱胁迫没有对拔节孕穗期起限制作用,反而激发了植株复水后对水分及养分吸收,使 LAI 有所提高^[17]。 ET_2 、 ET_3 与 LAI_{max} 的相关系数较高,且 ET_3 与其呈显著正相关,说明水稻分蘖期供水不足则会导致营养器官的生长受到抑制,对水稻叶片生长带来不利影响。拔节孕穗期属于水稻生理需水敏感期,但 ET_4 与 LAI_{max} 相关关系不显著,分析其原

因可能是这种正影响是建立在分蘖期叶片良好长势的基础上,分蘖中、后期叶片的良好生长将会极大促进 LAI_{max} 的增加,故 ET_4 相关系数低于 ET_2 、 ET_3 。对光合势的研究表明,光合势随着生育进程推进呈不断上升的趋势,这与张耗等^[18]研究结论相符。LT-JB 和 JB-HF 两个阶段光合势差异不明显,主要是因为拔节孕穗期 LAI 已达全生育期最大值,且分蘖后期、抽穗开花期 LAI 及两阶段持续时间较为相近而引起。 ET_4 、 ET_5 与 Q_{max} 呈显著正相关,由于拔节孕穗、抽穗开花两时期为关键生育阶段,保证水分供应会促进 LAI_{max} 和利于降低抽穗开花期叶面积衰减率,使叶片保持较高的光合生产能力,对 MI-MA 阶段光合势增加起到关键作用。叶系的组成和配置决定着群体质量的优劣,影响群体光合作用的强度^[13]。目前,关于水稻叶系组成的研究表明,高产水稻一般具有较高的最适叶面积及有效叶面积率和高效叶面积率,以及生育中后期(拔节期至成熟期)群体叶面积指数较高等特点^[19-20]。本研究结果表明,有效叶面积率、高效叶面积率与阶段耗水量($ET_1 \sim ET_4$)的相关关系呈增大趋势,其中 ET_3 与有效叶面积率呈显著正相关, ET_4 与有效叶面积率、高效叶面积率均呈显著正相关,说明了在生育前中期(分蘖前期至拔节孕穗期)保证叶片器官具有良好的发育环境,对于抽穗开花期有效高效叶面积的生长提供重要保证。这与王贺正等^[9]认为拔节孕穗期受旱会严重影响有效高效叶片生长的研究结论相一致。研究发现,抽穗开花期耗水量增加虽然会促进有效叶面积率、高效叶面积率的提高,但其影响效应不及分蘖中期、后期,原因可能是此时期为生殖生长的重要时期,作物颖花形成与消退阶段需消耗大量水分供穗部器官发育,而对有效、高效叶片生长所需的水分供应减少,并且抽穗开花期叶片贮藏营养及光合物质较多地转运到穗部,一定程度影响了有效与高效叶片的生长。

群体生长速率可以很好地反映水稻整个生育期的阶段干物质积累情况。本研究结果表明,水稻阶段干物质积累及群体生长速率最大值出现在拔节孕穗期至抽穗开花期,这与林瑞余等^[21]的研究结论一致。从相关系数来看, ET_1 与 D_{max} 、 C_{max} 的相关关系不显著,是由于 TP-FT 阶段各处理干物质积累量较低,即使遭受一定程度水分胁迫复水后仍会获得一定的补偿作用,水稻地上部生长发育不会受到明显抑制。 ET_2 对 D_{max} 、 C_{max} 影响仅次于 ET_5 ,这是由于 FT-MT 阶段生长迅速,为作物干物质积累奠定基础,抽穗后能保证地上部生物量的快速提高,保持较高的群体生长速率^[3]。分蘖后期水稻 C_{GR} 均值较分

蘖中期略有降低,因为分蘖中期水稻茎蘖数已基本达到高峰,而分蘖后期产生的无效分蘖会大量消耗水分及营养物质,使植株主蘖及其叶片生长发育受到阻碍。抽穗开花期为水稻生殖生长的关键阶段,是水稻光合作用及新陈代谢最旺盛时期,此时期充分灌水有利于水稻茎鞘、穗部生长,抽穗扬花,对于 D_{max} 起到促进作用^[22],故 ET_5 与 C_{max} 呈显著正相关。 ET_3 对 D_{max} 、 C_{max} 均存在一定负效应,是因为分蘖后期适当亏水有助于减少无效分蘖,使后期土壤水分与营养物质更多输送到有效分蘖中,增强水稻光合物质生产能力,进而对 D_{max} 、 C_{max} 起到积极促进作用。水稻产量主要来源于抽穗后的光合产物和抽穗前茎鞘贮藏物质的输出与运转,产量随中后期干物质净积累量的增加而提高^[23]。本研究结果表明,拔节孕穗与抽穗开花两阶段贮存于叶、茎鞘中的干物质能在其干物质生产能力减弱的生殖生长阶段不断地转运到穗部,补充籽粒发育所需的营养物质,确保了水稻的产量。各处理抽穗后的茎鞘物质输出与转化对产量的贡献不同, E_{PMSS} 与 T_{PMSS} 均以 T4 处理最高,由于该处理抽穗开花期保持浅水层,一方面旱后复水作物有恢复或弥补这些影响的特性甚至存在一定补偿效应^[24],另一方面该时期供水充足使穗部生殖器官获到良好发育环境,同时利于累积同化物质由叶、茎鞘向谷粒输送,提高茎鞘物质输出率与转化率。研究还表明, ET_5 对 E_{PMSS} 、 T_{PMSS} 影响效应相比其他时期大,是因为该时期水量足够,有利于“源”的积累和“库”的形成及其同化物的输出,促进籽粒灌浆结实,有效穗数、穗粒数、结实率和千粒质量均提高^[25]。 ET_3 对 E_{PMSS} 和 T_{PMSS} 均起到一定抑制作用,是因为分蘖后期适当水分胁迫虽然会导致土壤含水率低,水稻生长对恶劣环境产生的“抗性”和根系生长的趋水性促进受旱时稻根向深处延伸,增强根系的吸收能力,为拔节孕穗期、抽穗开花期地上部生长发育所需的水分及养分供应提供基础^[26],促进了抽穗开花期干物质向穗部的输出与转运。

水稻籽粒产量主要来源于抽穗后功能叶片的光合产物,功能叶片的光合能力主要受叶绿素含量及光合速率等指标的影响,其中叶绿素含量主要反映光合源“数量”,而光合速率则是反映光合源的“质量”状况^[27-28]。本研究结果表明,抽穗开花期 G_s 、 T_r 、 C_i 与 P_n (光饱和状态)均呈显著线性相关,这与李树杏等^[10]认为净光合速率下降的原因分别是气孔导度的下降和叶肉细胞光合能力下降结果相似。由于叶片气孔导度增大以加快与外界气体的交换,使叶片细胞利于吸收环境中 CO_2 ,使 C_i 增大并提供更多光合作用所需原料,同时蒸腾速率也随气孔开

度增加而增大,但植株蒸腾作用会产生一定蒸腾拉力,其引起的吸收过程可为植株较高部分提供水分,增强作物叶片的光合能力进而为提高净光合速率提供保证^[29]。经分析不同水分处理功能叶 SPAD 与 P_n 的关系可知,两者存在线性正相关关系 ($R^2 > 0.90, P < 0.01$),与孟军等^[30]认为叶绿素含量与剑叶净光合速率显著正相关的结论相吻合。但刘彦卓等^[31]认为,叶绿素含量不总与饱和净光合速率相一致,造成这种研究结果差异的原因可能是作物品种、观测时间及气候条件等因素存在差异有关。研究结果还表明, ET_4 、 ET_5 对 SPAD 和 P_n 正响应最为强烈,这是由于这两个阶段是作物孕穗和籽粒形成的最重要阶段,为了激发植株体内碳水化合物的合成,需要保证水分充足以增强自身的生理及代谢活动,对叶绿素含量及净光合速率的提高进而生产更多光合物质并及时向穗部的转运与分配提供重要帮助。与此同时, ET_3 对 P_n 表现为显著负效应,这是由于分蘖后期耗水量减少会使叶片减少蒸腾损失,一方面体现了叶片为适应水分亏缺的自身调节机制,另一方面也是有效促进分蘖后期复水之后反弹补偿的产生,利于叶片细胞吸收环境 CO_2 ,使 C_i 增大并提供更多光合作用所需原料,对 P_n 提升起到正向调控效果^[32]。

4 结论

(1)各处理茎蘖数均呈现先快速增加、后又缓

慢降低的单峰曲线;分蘖期遭遇重旱或连续亏水会导致茎蘖数显著降低,且达到最大茎蘖数时间相对推迟;在水稻生育中后期进行复水对茎蘖数的影响不大。水稻成穗率随着 ET_2 、 ET_4 和 ET_5 的增加显著提高,而随着 ET_3 的增加呈降低趋势。

(2)随亏水程度增加,各生育时期 LAI 总体呈降低趋势;分蘖中期各处理 LAI 差异开始显现; T_2 、 T_4 处理 LAI 在分蘖后期复水后表现出一定补偿效应;关键生育期连续亏水的 T_6 处理, LAI 较上一时期降幅最大,为 0.94; ET_3 与 LAI_{max} 的相关关系达显著水平;叶片光合势在 MI-MA 阶段达到最大, ET_4 、 ET_5 与 Q_{max} 呈显著正相关; ET_3 、 ET_4 与有效叶面积率呈显著正相关, ET_4 与高效叶面积率呈显著正相关。

(3)水稻全生育期 D_{MA} 和 C_{GR} 均表现为双峰曲线变化趋势,水分胁迫没有改变水稻冠部生长的总体趋势;连续缺水的 T_1 处理 TP-JB 阶段 D_{MA} 和 C_{GR} 均为最低,拔节孕穗期土壤水分调控对各处理 D_{MA} 影响显著; ET_5 与 C_{max} 呈显著正相关; ET_2 、 ET_5 对 E_{PMSS} 的正影响最大, ET_4 次之;阶段耗水量对 T_{PMSS} 的影响由大到小依次为 ET_5 、 ET_6 、 ET_3 、 ET_2 。

(4)叶片光合参数及叶绿素含量对 P_n 均产生一定影响, P_n 随着 G_s 、 T_r 、SPAD 的增加而增加,叶片 C_i 与 P_n 呈二次曲线关系; ET_4 、 ET_5 对 SPAD 的正影响最为显著,其次为 ET_2 、 ET_1 、 ET_3 对 SPAD 的正影响不显著;除 ET_1 外,其余变量对 P_n 均有显著影响, ET_2 对 P_n 的正效应最大, ET_3 对 P_n 有显著负效应。

参 考 文 献

- [1] 高冬梅, 赵宏伟, 邹德堂, 等. 不同灌溉方式对寒地粳稻农艺性状及产量的影响[J]. 作物杂志, 2012(5):145-149. GAO Dongmei, ZHAO Hongwei, ZOU Detang, et al. The effects of irrigation methods on agronomic traits and yield of japonica rice in cold region[J]. Crops, 2012(5):145-149. (in Chinese)
- [2] 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 Liquan, 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)
- [3] 邓飞, 王丽, 刘利, 等. 不同生态条件下栽培方式对水稻干物质生产和产量的影响[J]. 作物学报, 2012, 38(10):1930-1942. DENG Fei, WANG Li, LIU Li, et al. Effects of cultivation methods on dry matter production and yield of rice under different ecological conditions[J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(10):1930-1942. (in Chinese)
- [4] 赵黎明, 李明, 郑殿峰, 等. 灌溉方式与种植密度对寒地水稻产量及光合物质生产特性的影响[J]. 农业工程学报, 2015, 31(6):159-169. ZHAO Liming, LI Ming, ZHENG Dianfeng, et al. Effects of irrigation methods and rice planting densities on yield and photosynthetic characteristics of matter production in cold area[J]. Transactions of the CSAE, 2015, 31(6): 159-169. (in Chinese)
- [5] 陈海生, 陶龙兴, 王熹, 等. 灌水方式对水稻灌浆期光合物质运转与分配的影响[J]. 中国农业科学, 2005, 38(4):678-683. CHEN Haisheng, TAO Longxing, WANG Xi, et al. Effect of different irrigation modes during grain filling of rice on translocation and allocation of carbohydrate in rice[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2005, 38(4):678-683. (in Chinese)
- [6] 张洪程, 朱聪聪, 霍中洋, 等. 钵苗机插水稻产量形成优势及主要生理生态特点[J]. 农业工程学报, 2013, 29(21):50-59. ZHANG Hongcheng, ZHU Congcong, HUO Zhongyang, et al. Advantages of yield formation and main characteristics of physiological and ecological in rice with nutrition bowl mechanical transplanting[J]. Transactions of the CSAE, 2013, 29(21):

50-59. (in Chinese)

- [7] 孙永健, 郑洪幛, 徐徽, 等. 机械旱直播方式促进水稻生长发育提高产量[J]. 农业工程学报, 2014, 30(20):10-18.
SUN Yongjian, ZHENG Hongzhen, XU Hui, et al. Mechanical dry direct-sowing modes improving growth, development and yield of rice[J]. Transactions of the CASE, 2014, 30(20):10-18. (in Chinese)
- [8] 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. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=20180724&flag=1. DOI:10.6041/j.issn.1000-1298.2018.07.024.
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. (in Chinese)
- [9] 王贺正, 徐国伟, 马均, 等. 水分胁迫对水稻生长发育及产量的影响[J]. 中国种业, 2009(1):47-49.
- [10] 李树杏, 郭慧, 李敏, 等. 幼穗形成期水分胁迫后复水对水稻叶片光合特性及物质生产的影响[J]. 华北农学报, 2013, 28(5):133-137.
LI Shuxing, GUO Hui, LI Min, et al. Young panicle formation stage after water stress on the production and transport of photosynthate in rice[J]. Acta Agriculturae Boreali-Simica, 2013, 28(5):133-137. (in Chinese)
- [11] 陆建飞, 丁艳锋, 黄丕生. 持续土壤水分胁迫对水稻生育与产量构成的影响[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 1998, 19(2):43-48.
LU Jianfei, DING Yanfeng, HUANG Pisheng. Effects of sustained soil water stress on growth, development and yield components of two rice cultivars[J]. Journal of Yangzhou Agricultural College(Agricultural and Life Science Edition), 1998, 19(2):43-48. (in Chinese)
- [12] 霍中洋, 姚义, 张洪程, 等. 播期对直播稻光合物质生产特征的影响[J]. 中国农业科学, 2012, 45(13):2592-2606.
HUO Zhongyang, YAO Yi, ZHANG Hongcheng, et al. Effect of sowing date on characteristics of photosynthesis and matter production of direct seeding rice[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(13):2592-2606. (in Chinese)
- [13] 李杰, 张洪程, 常勇, 等. 不同种植方式水稻高产栽培条件下的光合物质生产特征研究[J]. 作物学报, 2011, 37(7):1235-1248.
- [14] 许轲, 唐磊, 张洪程, 等. 不同机械直播方式对水稻分蘖特性及产量的影响[J]. 农业工程学报, 2014, 30(13):43-52.
XU Ke, TANG Lei, ZHANG Hongcheng, et al. Effect of different mechanical direct seeding methods on tiller characteristics and yield of rice[J]. Transactions of the CSAE, 2014, 30(13):43-52. (in Chinese)
- [15] 邵玺文, 张瑞珍, 齐春艳, 等. 拔节孕穗期水分胁迫对水稻生长发育及产量的影响[J]. 吉林农业大学学报, 2004, 26(3):237-241.
SHAO Xiwen, ZHANG Ruizhen, QI Chunyan, et al. Effects of water stress on growth and yield of rice in jointing-booting stage [J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2004, 26(3):237-241. (in Chinese)
- [16] 徐英, 周明耀, 薛亚锋. 水稻叶面积指数和产量的空间变异性及关系研究[J]. 农业工程学报, 2006, 22(5):10-14.
XU Ying, ZHOU Mingyao, XUE Yafeng. Spatial variability and relationships of rice leaf area index and yield [J]. Transactions of the CSAE, 2006, 22(5):10-14. (in Chinese)
- [17] KRAMER P J. Water relations of plants [M]. Pitts-burgh: Academic Press, 1983: 342-389.
- [18] 张耗, 余超, 陈可伟, 等. 直播方式对水稻生理性状和产量的影响及其成本分析[J]. 农业工程学报, 2017, 33(13):58-64.
ZHANG Hao, YU Chao, CHEN Kewei, et al. Effect of direct-seeding methods on physiological characteristics and grain yield of rice and its cost analysis[J]. Transactions of the CSAE, 2017, 33(13):58-64. (in Chinese)
- [19] 张洪程, 张军, 龚金龙, 等. “籼改粳”的生产优势及其形成机理[J]. 中国农业科学, 2013, 46(4):686-704.
ZHANG Hongcheng, ZHANG Jun, GONG Jinlong, et al. The productive advantages and formation mechanisms of “indica rice to japonica rice”[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2013, 46(4):686-704. (in Chinese)
- [20] 傅志强, 黄璜, 朱华武, 等. 不同灌溉方式对水稻生长及产量的影响[J]. 作物研究, 2011, 25(4):299-303.
FU Zhiqiang, HUANG Huang, ZHU Huawu, et al. Effects of different irrigation methods on paddy rice growth and yields[J]. Crop Research, 2011, 25(4):299-303. (in Chinese)
- [21] 林瑞余, 梁义元, 蔡碧琼, 等. 不同水稻产量形成过程的干物质积累与分配特征[J]. 中国农学通报, 2006, 22(2):185-190.
LIN Ruiyu, LIANG Yiyuan, CAI Biqiong, et al. Characteristics of dry matter accumulation and partitioning in the process of yield formation in different rice cultivars[J]. Chinses Agricultural Science Bulletin, 2006, 22(2):185-190. (in Chinese)
- [22] 彭世彰, 蔡敏, 孔伟丽, 等. 不同生育阶段水分亏缺对水稻干物质与产量的影响[J]. 水资源与水工程学报, 2012, 23(1):10-13.
PENG Shizhang, CAI Min, KONG Weili, et al. Effects of water deficit in different growing stages on yield and dry matter of rice[J]. Journal of Water Resources & Water Engineering, 2012, 23(1):10-13. (in Chinese)
- [23] 吴文革, 张洪程, 陈焯, 等. 超级中籼杂交水稻氮素积累利用特性与物质生产[J]. 作物学报, 2008, 34(6):1060-1068.
WU Wenge, ZHANG Hongcheng, CHEN Ye, et al. Dry-matter accumulation and nitrogen absorption and utilization in middle-season indica super hybrid rice[J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(6):1060-1068. (in Chinese)
- [24] 郝树荣, 郭相平, 张展羽. 水分胁迫及复水对水稻冠层结构的补偿效应[J]. 农业机械学报, 2010, 41(3):52-55.
HAO Shurong, GUO Xiangping, ZHANG Zhanyu. Compensation effects of water stress and rewatering on the structure of rice canopy[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2010, 41(3):52-55. (in Chinese)

- LI Xing, JIANG Jin, SONG Chunwu, et al. Water absorbent capacity of super absorbent polymer with different granularities and its effect on soil physical properties[J]. *Arid Zone Research*, 2012, 29(4):609–614. (in Chinese)
- [28] 宫辛玲, 高军侠, 尹光华, 等. 四种不同类型土壤保水剂保水性能的比较[J]. *生态学杂志*, 2008, 27(4):652–656.
GONG Xinling, GAO Junxia, YIN Guanghua, et al. Water conservation performance of four types of super absorbent polymer [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(4):652–656. (in Chinese)
- [29] 邹新禧. 超强吸水剂[M]. 2版. 北京: 化学工业出版社, 2002.
- [30] 龚磊, 连延超, 吴时宇, 等. 柚皮粉复合农用保水剂的合成及其吸水保水性能研究[J]. *化工新型材料*, 2017(6):261–263.
GONG Lei, LIAN Yanchao, WU Shiyu, et al. Synthesis and property of pomelo peel powder-based composite superabsorbent for agriculture[J]. *New Chemical Materials*, 2017(6):261–263. (in Chinese)
- [31] YU J, SHI J G, MA X, et al. Superabsorbent polymer properties and concentration effects on water retention under drying conditions[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2017, 81:889–901.
- [32] 杨静静, 王秀峰, 魏珉, 等. 保水剂吸水、释水及吸肥特性研究[J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2016, 47(5):696–700.
YANG Jingjing, WANG Xiufeng, WEI Min, et al. Study on characteristics of absorption, release and fertilizer absorption of water retaining agent[J]. *Journal of Shandong Agricultural University(Natural Science Edition)*, 2016, 47(5):696–700. (in Chinese)
- [33] 牛育华, 骆筱, 延小雨, 等. HA/AA-UREA缓释保水剂的制备[J]. *精细化工*, 2018, 35(2):194–200.
NIU Yuhua, LUO Xiao, YAN Xiaoyu, et al. Preparation of HA/AA-UREA slow released superabsorbent resin[J]. *Fine Chemicals*, 2018, 35(2):194–200. (in Chinese)
- [34] 张富仓, 李继成, 雷艳, 等. 保水剂对土壤保水持肥特性的影响研究[J]. *应用基础与工程科学学报*, 2010, 18(1):120–128.
ZHANG Fucang, LI Jicheng, LEI Yan, et al. Effects of super absorbent polymer on retention properties of soil water and nutrient[J]. *Journal of Basic Science and Engineering*, 2010, 18(1):120–128. (in Chinese)

~~~~~

(上接第 274 页)

- [25] 王唯道, 刘小军, 田永超, 等. 不同土壤水分处理对水稻光合特性及产量的影响[J]. *生态学报*, 2012, 32(22):7053–7060.  
WANG Weixiao, LIU Xiaojun, TIAN Yongchao, et al. Effects of different soil water treatments on photosynthetic characteristics and grain yield in rice[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(22):7053–7060. (in Chinese)
- [26] 方荣杰, 李远华, 张明炷. 非充分灌溉条件下水稻根系生长发育特征研究[J]. *中国农村水利水电*, 1996(8):11–14.  
FANG Rongjie, LI Yuanhua, ZHANG Mingzhu. Study on growing features of rice roots under water deficit irrigation conditions [J]. *China Rural Water and Hydropower*, 1996(8):11–14. (in Chinese)
- [27] 王振昌, 郭相平, 杨静晗, 等. 旱涝交替胁迫对水稻干物质生产分配及倒伏性状的影响[J]. *农业工程学报*, 2016, 32(24):114–123.  
WANG Zhenchang, GUO Xiangping, YANG Jinghan, et al. Effect of alternate flooding and drought stress on biomass production, distribution and lodging characteristic of rice[J]. *Transactions of the CSAE*, 2016, 32(24):114–123. (in Chinese)
- [28] RAMESH K, CHANDRASEKARAN B, BALASUBRAMANIAN T N, et al. Chlorophyll dynamics in rice (*Oryza sativa*) before and after flowering based on SPAD (chlorophyll) meter monitoring and its relation with grain yield[J]. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 2002, 188(2):102–105.
- [29] 张大龙, 张中典, 李建明. 环境因子对温室甜瓜蒸腾的驱动和调控效应研究[J/OL]. *农业机械学报*, 2015, 46(11):137–144. [http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view\\_abstract.aspx?file\\_no=20151119&flag=1](http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=20151119&flag=1). DOI: 10.6041/j.issn.1000-1298.2015.11.019.  
ZHANG Dalong, ZHANG Zhongdian, LI Jianming. Co-ordination of environmental factors in driving and regulating transpiration rate of greenhouse grown muskmelon[J/OL]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2015, 46(11):137–144. (in Chinese)
- [30] 孟军, 陈温福, 徐正进, 等. 水稻剑叶净光合速率与叶绿素含量的研究初报[J]. *沈阳农业大学学报*, 2001, 32(4):247–249.  
MENG Jun, CHEN Wenfu, XU Zhengjin, et al. Study on photosynthetic rate and chlorophyll content[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2001, 32(4):247–249. (in Chinese)
- [31] 刘彦卓, 黄农荣, 陈钊明, 等. 高产水稻光合速率的变化[J]. *热带亚热带植物学报*, 1999, 7(增刊1):49–53.  
LIU Yanzhuo, HUANG Nongrong, CHEN Zhaoming, et al. Variation of photosynthetic rate in high-yielding rices[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1999, 7(Supp.1):49–53. (in Chinese)
- [32] LUO H H, ZHANG Y L, ZHANG W F. Effects of water stress and rewatering on photosynthesis, root activity, and yield of cotton with drip irrigation under mulch[J]. *Photosynthetica*, 2016, 54(1):65–73.