

节水抗旱稻与高产水稻不同叶位光合特征 对土壤水分变化的响应

宋维周¹ 刘仁旺¹ 江颂颂¹ 江元元¹ 曹凑贵^{1,2} 李 萍^{1,2}

1. 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070;

2. 主要粮食作物产业化湖北省协同创新中心(长江大学), 荆州 434025

摘要 为明确节水灌溉下节水抗旱稻与高产水稻不同叶位光合特征变化规律以及对同化物形成的贡献能力,通过盆栽试验,以节水抗旱稻早优 113(HY113)与高产水稻扬两优 6(YLY6)为研究材料,以传统淹灌处理(F:全生育期保持 4 cm 的水层)为对照,研究湿润处理(S:保持土壤水分处于饱和状态,但不建立水层)和干旱处理(D:返青至水稻成熟期收获前 1 周,控制土壤水势在 -30 kPa 左右)下,2 个水稻品种在不同生育时期(拔节期、孕穗期、抽穗期、乳熟期)功能叶与孕穗期和乳熟期不同叶位的叶片水势、SPAD 值、叶片气体交换、水分利用效率与产量的变化。结果表明:与其他处理相比,S 处理下高产水稻 YLY6 产量显著升高,从产量构成来看,具有较高的有效穗数、每穗粒数与结实率。相关分析表明,乳熟期与成熟期的干物质积累量与产量极显著正相关,并且孕穗期和抽穗开花期的净光合速率与乳熟期及成熟期的干物质质量极显著正相关。S 处理下 YLY6 干物质积累量在孕穗期、乳熟期与成熟期显著高于 HY113,水分利用效率在抽穗开花期也显著高于 HY113;S 处理下 YLY6 在生育后期(乳熟期)不同叶位均维持较高的净光合速率,主要是具有较高的 SPAD 值、气孔导度、蒸腾速率,使植株维持较高的光合生产潜力。因此,S 处理下 YLY6 在生育后期(乳熟期)不同叶位均维持较高的光合生产能力,是该处理节水高产的基础。

关键词 水稻; 节水灌溉; 光合特征; 干物质积累; 水分利用效率; 叶位; 产量

中图分类号 S 511.507 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2019)02-0045-10

水稻(*Oryza sativa* L.)是我国最主要的粮食作物之一,长江流域的水稻种植面积约占全国的 27%,水稻产量约占全国总产的 80%^[1-2];但该区域水稻种植以传统淹灌为主,并且灌溉用水占农业用水的 50%^[1,3],近年来季节性干旱限制着该区域水稻生产的进一步发展^[3-4]。因此,如何利用水分管理方式改善水稻产量的同时提高水分利用效率,是水稻生产上亟待解决的问题。

在农业生产中,改善作物水分利用效率的同时提高产量是一个历史性难题。但近几年来,关于不同灌溉方式对水分利用效率和产量的影响已有大量研究;并且依据水稻的需肥与需水特性,相应节水灌溉技术的应用也越来与越多。我国当前水稻节水灌溉技术主要包括湿润灌溉、控制灌溉与覆盖旱种等^[3,5-7],这些灌溉方式主要以降低作物蒸腾速率、增

加单位水分生产力、利用作物的抗逆或补偿能力改善作物水分利用效率进而维持产量。例如,干-湿交替灌溉条件下,在干旱胁迫阶段,根系产生大量 ABA,减少叶片气孔开度,降低蒸腾速率,同时维持叶片正常的光合作用,实现了较高的水分利用效率并且产量没有发生显著变化^[8-10];控制灌溉和覆盖旱种实现较高的水分利用效率,主要依赖于降低作物蒸腾速率、利用作物的抗逆与补偿能力,抑制叶片气体交换,但很难进一步改善作物的光合生产能力,实现水稻产量的进一步提高^[11-15]。而水稻在湿润灌溉下具有很高的节水潜力,也可以明显改善作物光合能力^[12,16-17],并且已被大面积推广应用。因此,合理利用节水灌溉方式可以改善作物水分利用效率并维持较高的产量。另外,节水抗旱稻品种(早优 73)对改善作物水分利用效率有显著正效应^[18];也有研

收稿日期: 2018-07-27

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFD0301400); 国家自然科学基金项目(31801291)

宋维周, 硕士研究生, 研究方向: 作物节水栽培生理, E-mail: 1249114037@qq.com

通信作者: 李 萍, 博士, 讲师, 研究方向: 作物抗旱节水栽培生理, E-mail: sleep1022@mail.hzau.edu.cn

究表明,超高产品种(扬两优 6 号)可以明显提高水稻产量^[19]。但是,水稻节水灌溉方式结合不同特性的品种实现水稻的节水高产研究相对较少,并且湿润处理下超高产品种或抗旱品种的节水高产潜力的研究更少,因此,研究湿润灌溉方式下超高产品种或抗旱品种节水高产对完善节水高产水稻栽培技术理论体系有重要意义。

湿润灌溉下不同水稻品种单位水分生产力的提高,主要是改善水稻叶片的光合生产能力。由于水稻不同生育时期甚至同一生育时期不同叶位的叶片生长状况不同,导致不同叶位的叶绿素含量、叶片水势甚至光合生产能力等也不尽相同^[20-21]。另外,李霞等^[22]通过比较 6 个高产水稻品种不同叶位的光合生理指标,发现 6 个高产水稻品种具有类似的冠层结构:光合速率限制区主要在上层,光能截获限制区主要在中层,光合速率和光能截获双限区则在下层。能否利用湿润灌溉结合高产水稻品种协调并改善不同叶位光合速率,增加单位水分生产力,实现水稻的高产节水?为此,本研究在不同的水分管理条件下,以高产水稻品种和抗旱水稻品种为材料,测定其不同生育时期不同叶位叶片的光合能力、干物质积累、产量和水分利用效率,以期水稻高产品种选育和高产节水栽培技术提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

供试水稻品种为早优 113(HY113)和扬两优 6 号(YLY6),HY113 为节水抗旱稻,属于籼型三系杂交水稻;YLY6 为高产杂交水稻品种,属于籼型两系杂交稻。

1.2 试验设计

试验于 2015 年在湖北省武汉市华中农业大学(东经 114°29',北纬 30°28')校内网室进行。采用秧田水育秧移栽方式种植,5 月 17 日播种,5 月 31 日带土移栽,10 月中旬收获。

试验水稻材料在塑料桶(PVC 材料)内种植,塑料桶为柱状体,柱状体高 65 cm,直径为 20 cm,塑料桶的底部中央留有小圆孔(直径为 1 cm)。将该塑料桶放在长方体的塑料水箱(长×宽×高=80 cm×60 cm×60 cm)内,通过直接控制水箱中的水位高度和含水量,间接调控塑料桶内的水分含量。供试的土壤来自校内大田,属黏壤土类型,土壤 pH

值为 6.31,土壤的全氮、全磷与全钾含量分别为 0.24、0.26 与 0.75 g/kg,土壤有机质含量为 18.7 g/kg。塑料桶所装土壤与沙子共计 21 kg,并且土壤与细沙按照 2:1 的质量比混合均匀后装入塑料桶中。每个塑料桶在移栽后 1 周进行间苗,选留长势一致的水稻植株 2 株。底肥选用复合肥(N:P₂O₅:K₂O=15:15:15,质量比),且每个塑料桶施复合肥 11 g 做底肥,在 0~30 cm 土层(底肥施在塑料筒内,并非施在水箱内)做拌肥处理,30~60 cm 土层不做拌肥处理;尿素用作追肥,分别在分蘖期与抽穗开花期每个塑料桶追施 2 g^[23]。

本试验的水分处理:以传统淹灌处理(F)为对照,水稻生长的全生育期保持 4 cm 的水层;湿润处理(S)的土壤水分一直保持饱和状态,但不建立水层;干旱处理(D)下的土壤水势控制在-30 kPa 左右,控水时间从移栽返青后开始,直至水稻成熟期收获前 1 周,并且 S 和 D 处理下,从水稻移栽到返青期均保持塑料桶内的水层为 4 cm。该盆栽试验每处理共设置 9 次重复,每个重复包括 3 桶,水分处理过程中通过监测机械表张力计读数的变化情况,使土壤水势维持在各处理要求的状态。

1.3 环境因子空气温湿度 的测定

网室内空气温湿度采用温湿度记录仪(TPJ-20,浙江托普仪器有限公司)进行监测,全天每隔 15 min 自动记录 1 次数据。

1.4 叶片生理指标的测定

不同叶位的叶片水势、叶片 SPAD 值、光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)与气孔导度(Gs)在孕穗期和乳熟期分别选择植株主茎倒 1 叶(剑叶)、倒 2 叶、倒 3 叶、倒 4 叶测定功能叶(当时顶端最先完全展开叶或剑叶),分别在水稻的拔节期(JS)、孕穗期(BS)、抽穗期(HS)和乳熟期(MS)测定叶片水势、SPAD 值、光合速率和蒸腾速率。

叶片水势利用露点水势仪(WP4, Decagon, USA)测定,每个处理 6 次重复。SPAD 值测定采用 SPAD-502 叶绿素计(SPAD-502,浙江托普仪器有限公司,中国)每个叶片 3 个测定位点,测定时选择水稻全展或半展叶片测定叶长 1/2 以及其上下 3 cm 处,叶宽 1/4 或 3/4 的位置,每个品种的每个处理 6 次重复。叶片光合特征的测定用 LI6400XT(LI-6400, LICOR, USA)便携式光合作用测定仪测定,采用开放气路,人工红蓝光源,光强设定为 1 500

$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 叶室内气流速率为 $500 \mu\text{mol}/\text{s}$, 于晴朗天气上午 9:00—11:30 测定。

单叶瞬时水分利用效率 = 净光合速率 / 蒸腾速率。

1.5 干物质的测定

在孕穗期、乳熟期和成熟期取植株地上部分, 并将所有叶片、茎鞘和穗分别装袋并标记。在鼓风干燥箱内 $105 \text{ }^\circ\text{C}$ 杀青 30 min 后, 调节温度至 $80 \text{ }^\circ\text{C}$ 烘干至恒定质量并称质量, 每个处理取 3 个重复。

1.6 产量与产量构成因子

成熟收获期, 进行测产与考种, 具体操作如下: 每个处理选取长势一致的 3 桶水稻植株进行考种, 测定有效穗数、每穗粒数、结实率与千粒重, 对其中的实粒称质量与水分换算, 计算实际产量。

1.7 数据分析

采用 Excel 2010 进行数据的整理与作图, 同时采用 SPSS 22.0 进行数据的方差分析。

2 结果与分析

2.1 环境温度变化

由图 1 可知, 由于天气原因, 网室内的日平均温度在水稻移栽的第 1 个月内波动性较大, 其余生育时期的日平均温度相对稳定。

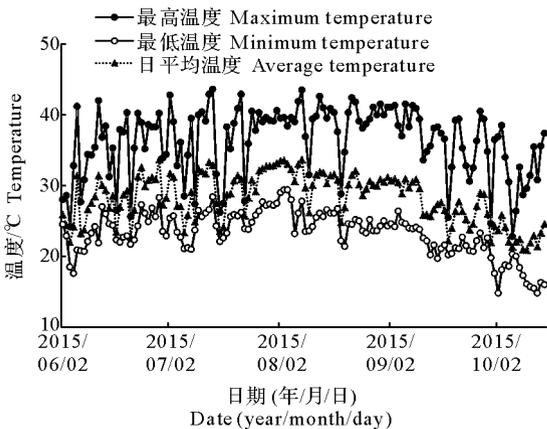


图 1 水稻生育期内 (6 月 2 日—10 月 15 日) 日平均温度、日最高温度和日最低温度

Fig.1 The daily average, maximum and minimum temperature during the rice growth period (from Jun. 2 to Oct. 15)

2.2 叶片水势

1) 主要功能叶叶片水势。随生育进程的推进, F、S 与 D 处理叶片水势均呈上升趋势 (图 2)。孕穗期至乳熟期, S 处理下叶片水势比 F 处理升高

19.36%, 而 D 处理比 F 处理叶片水势降低 82.74%。与其他 6 个处理相比, 乳熟期 S 处理下 HY113 叶片水势显著升高, 而 D 处理 HY113 叶片水势显著降低。

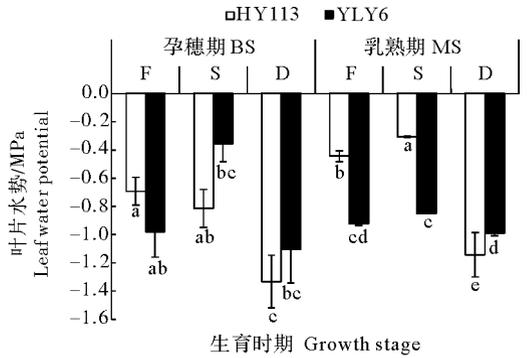


图 2 淹水 (F)、湿润 (S) 及干旱 (D) 处理下孕穗期 (BS) 和乳熟期 (MS) 旱优 113 (HY113) 和扬两优 6 号 (YLY6) 的叶片水势

Fig.2 Leaf water potential of Hanyou 113 (HY113) and Yangliangyou 6 (YLY 6) under traditional flooding (F), saturated (S) and drought treatment (D) at BS (booting stage) and MS (milky stage) growth stages

2) 不同叶位叶片水势。从表 1 可知, 孕穗期 S 处理下不同叶位叶片水势比 F 处理降低 5.80%~15.94%。乳熟期 F 处理下 HY113 的倒 1 叶、倒 3 叶与倒 4 叶叶片水势显著高于 YLY6 的叶片水势, S 处理下, HY113 不同叶位的叶片水势均显著高于 YLY6 的叶片水势。乳熟期 S 处理下不同叶位叶水势与 F 处理差异不显著。由此表明, S 处理下 HY113 不同叶位均维持较高的叶片水势。

2.3 气叶温差

节水抗旱稻 HY113 的气叶温差随生育进程的推进呈先增大后降低的变化趋势, 而高产水稻 YLY6 的气叶温差随生育进程的推进呈增大趋势, 并且 HY113 与 YLY6 的气叶温差在全生育期内随胁迫程度的加深呈降低趋势 (图 3)。与 F 处理相比, S 处理下气叶温差在乳熟期显著降低, 其余时期差异不显著, D 处理下气叶温差在拔节期、孕穗期、抽穗开花期与乳熟期均显著降低。F 处理下, YLY6 气叶温差在孕穗期显著低于 HY113, 而在抽穗开花期与乳熟期显著高于 HY113; S 处理下, YLY6 气叶温差在拔节期与开花期以后显著高于 HY113; D 处理下除抽穗开花期差异不显著外, 其余时期 YLY6 气叶温差均显著高于 HY113。

表 1 不同水分(F:淹水;S:湿润)处理下早优 113 和扬两优 6 号不同叶位的叶片水势

Table 1 Leaf water potential of different leaf positions of HY113 and YLY6 under different water treatments (F: Traditional flooding; S: Saturated treatment) at BS (booting stage) and MS (milky stage) growth stages

品种 Variety	处理 Treatments	孕穗期 BS				乳熟期 MS			
		D1	D2	D3	D4	D1	D2	D3	D4
HY113	F	-0.69a	-0.69a	-0.60a	-0.70a	-0.47a	-0.40a	-0.28a	-0.46a
	S	-0.73a	-0.80a	-0.71ab	-0.76a	-0.45a	-0.41a	-0.36ab	-0.44ab
YLY6	F	-1.10b	-0.76a	-0.80c	-0.83a	-0.94b	-0.62ab	-0.66bc	-0.66bc
	S	-1.18b	-0.81a	-0.82c	-0.92b	-0.85b	-0.83b	-0.61c	-0.65c

注:同列不同字母表示在 5% 水平差异显著。D1:倒 1 叶(剑叶);D2:倒 2 叶;D3:倒 3 叶;D4:倒 4 叶。下同。Note: Different letters in the same column indicate significant differences at the 5% level. D1: Flag leaf; D2: 2nd leaf; D3: 3rd leaf; D4: 4th leaf. The same as follows.

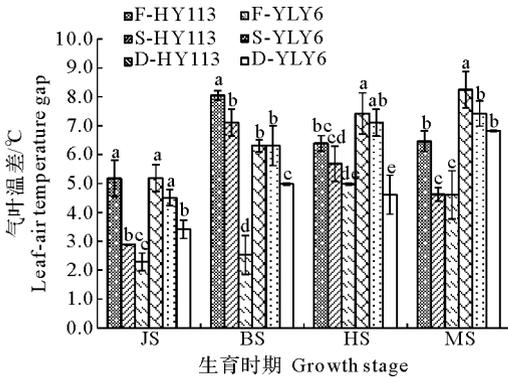
2.4 SPAD 值

1) 主要功能叶叶片 SPAD 值。与 F 处理相比,抽穗开花期 S 处理下 SPAD 值降低 0.46% ~ 2.62%, 其他生育时期变化趋势不一致(图 4)。D 处理下 SPAD 值在拔节期显著升高,在孕穗期与抽穗开花期显著降低。F 处理下, YLY6 的功能叶 SPAD 值在孕穗期显著低于 HY113,而在乳熟期显著高于 HY113; S 处理下, YLY6 的功能叶 SPAD 值在抽穗开花期与乳熟期显著高于 HY113; D 处理下, YLY6 的功能叶 SPAD 值在抽穗开花期显著高于 HY113,其余时期差异不显著。由此可见,生育后期 S 处理下 YLY6 功能叶维持较高的 SPAD 值,具有较高的叶绿素含量,而 D 处理下 2 水稻品种的 SPAD 值在生育后期均显著降低,可能有早衰现象的发生。

2) 关键生育时期不同叶位叶片 SPAD 值。由表 2 可得到,与 F 处理相比, S 处理下乳熟期倒 2 叶 SPAD 值升高 3.93% ~ 4.36%, 其余叶位 SPAD 值变化趋势不一致。F 处理下, YLY6 剑叶与倒 4 叶的 SPAD 值显著高于 HY113, 其他叶位差异不显著; S 处理下, YLY6 剑叶 SPAD 值显著高于 HY113, 而 YLY6 倒 4 叶 SPAD 值显著低于 HY113 的 SPAD 值, 并且 S 处理下, YLY6 倒 2 叶与倒 3 叶的 SPAD 值较 HY113 降低 2.70% 与 1.28%, 差异不显著。由此表明,湿润处理下 HY113 与 YLY6 乳熟期不同叶位的 SPAD 值主要是剑叶与倒 4 叶的 SPAD 值发生显著变化。

2.5 叶片光合特征值

1) 不同生育时期主要功能叶叶片光合特征值。



F: 淹水; S: 湿润; D: 干旱; JS: 拔节期; BS: 孕穗期; HS: 抽穗开花期; MS: 乳熟期。下同。F: Traditional flooding; S: Saturated treatment; D: Drought treatment; JS: Jointing stage; BS: Booting stage; HS: Heading stage; MS: Milky stage. The same as follows.

图 3 不同水分处理下早优 113 和扬两优 6 号不同生育期气叶温差

Fig.3 Air-leaf temperature gap of HY113 and YLY6 under different water treatments during different growth stages

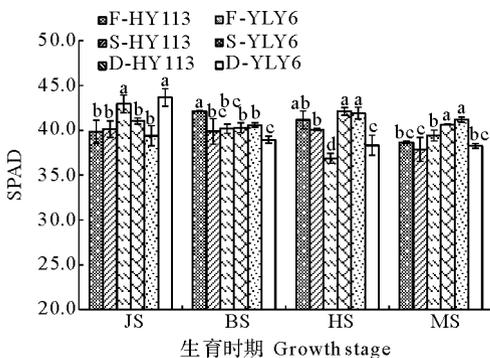


图 4 不同水分处理下早优 113 和扬两优 6 号不同生育期的叶片 SPAD 值

Fig.4 Leaf SPAD values of HY113 and YLY6 under different water treatments in different growth stages

表 2 不同水分(F:淹水;S:湿润)处理下早优 113 和扬两优 6 号在乳熟期不同叶位的 SPAD 值

Table 2 The SPAD value of different leaf positions of HY113 and YLY6 under different water treatments (F:Traditional flooding; S:Saturated treatment) at MS (milky stage) growth stages

品种 Variety	处理 Treatments	叶位 Leaf position			
		D1	D2	D3	D4
HY113	F	38.6b	39.0ab	40.0a	34.6a
	S	37.9b	40.7a	39.0a	35.0a
YLY6	F	40.6a	38.1b	38.4a	30.7b
	S	41.2a	39.6ab	38.5a	30.6b

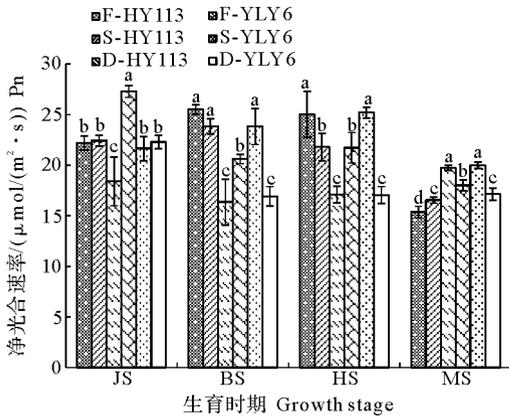


图 5 不同水分处理下早优 113 和扬两优 6 号不同生育期的净光合速率

Fig.5 Net photosynthetic rate of HY113 and YLY6

in different water treatments at different growth stages

由图 5 可知,干旱胁迫对净光合速率的影响因品种而异。HY113 的净光合速率随胁迫程度的加深在孕穗期与抽穗开花期逐渐降低,而 YLY6 在孕穗期与抽穗开花期的净光合速率呈先增加后降低的趋势。并且与 F 处理相比,S 处理下净光合速率在乳熟期显著升高,其余生育时期变化趋势不一致;而 D 处理下净光合速率在拔节期、孕穗期与抽穗开花期显著降低。F 处理下,YLY6 功能叶净光合速率在拔节期与乳熟期显著高于 HY113;S 处理下,YLY6 净光合速率在抽穗开花期与乳熟期显著高于 HY113,其余时期差异不显著;D 处理下,YLY6 功能叶净光合速率在拔节期显著高于 HY113,而在乳熟期显著低于 HY113。说明 S 处理下 YLY6 在生育后期具有较高的光合生产能力。

YLY6 的功能叶蒸腾速率除抽穗开花期外,其余时期在 F 和 S 处理下蒸腾速率均高于 HY113 (图 6)。与 F 处理相比,S 处理下蒸腾速率在拔节期

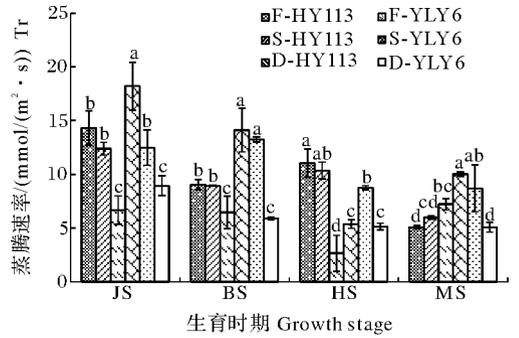


图 6 不同水分处理下早优 113

和扬两优 6 号不同生育期的蒸腾速率

Fig.6 Transpiration rate of HY113 and YLY6 in different water treatments during different growth stages

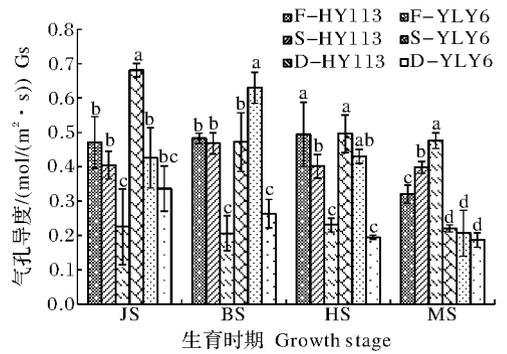


图 7 不同水分处理下早优 113 和扬两优 6 号在不同生育时期的气孔导度

Fig.7 Stomatal conductance of HY113 and YLY6 in different water treatments at different growth stages

显著降低,在孕穗期降低 4.29%,D 处理下蒸腾速率除乳熟期外,其余时期均显著降低。F 处理下,YLY6 蒸腾速率在拔节期、孕穗期与乳熟期显著高于 HY113,而在抽穗开花期显著低于 HY113;S 处理下,YLY6 蒸腾速率在孕穗期与乳熟期显著高于 HY113;D 处理下,YLY6 蒸腾速率在孕穗期显著高于 HY113,而在乳熟期显著低于 HY113,其余时期差异不显著。

由图 7 可知,气孔导度在拔节期与抽穗开花期随胁迫程度的加深逐渐降低,说明干旱胁迫限制了气孔的开度。与 F 处理相比,S 处理下气孔导度在拔节期与抽穗开花期降低 25.83%与 16.18%,D 处理下气孔导度在拔节期、孕穗期与抽穗开花期均显著降低。F 处理下,YLY6 气孔导度在拔节期显著高于 HY113,而在乳熟期显著低于 HY113;S 处理下,YLY6 气孔导度在孕穗期显著高于 HY113,而

在乳熟期显著低于 HY113;D 处理下, YLY6 气孔导度在乳熟期显著低于 HY113, 其余时期差异不显著。

2) 关键生育时期不同叶位叶片光合特征值。由表 3 可知, YLY6 在孕穗期与乳熟期的不同叶位累积净光合速率显著高于 HY113, 并且与其他处理相比, S 处理下 YLY6 的不同叶位累积净光合速率在乳熟期显著升高。主要是 S 处理下, YLY6 在乳熟期剑叶、倒 2 叶、倒 3 叶与倒 4 叶的净光合速率均显著高于 HY113。从而 S 处理下 YLY6 在乳熟期维持较高的光合生产能力, 具有较高的群体光合生产潜力, 积累较多的干物质。

从总体来看, YLY6 乳熟期不同叶位的气孔导度与蒸腾速率较 HY113 维持较高的水平。在 F 和 S 处理下, YLY6 的不同叶位蒸腾速率在乳熟期均显著高于 HY113, 并且在 F 和 S 处理下, YLY6 乳熟期剑叶与倒 3 叶的气孔导度也显著高于 HY113, 孕穗期除 S 处理下, YLY6 剑叶与倒 2 叶的蒸腾速率显著高于 HY113 外, 孕穗期两水稻品种其余叶位的气孔导度与蒸腾速率在品种内与品种间差异不显著。

2.6 单叶瞬时水分利用效率

1) 关键生育时期主要功能叶单叶瞬时水分利用效率。与 F 处理相比, S 和 D 处理下叶片瞬时水分利用效率在拔节期显著升高(图 8)。F 处理下, YLY6 水分利用效率在拔节期、孕穗期与乳熟期显著低于 HY113, 而在抽穗开花期显著高于 HY113; S 处理下, YLY6 水分利用效率在孕穗期与乳熟期

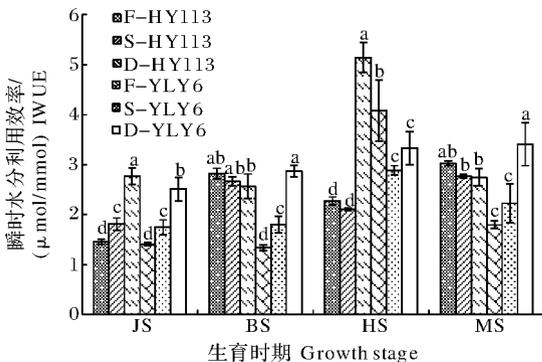


图 8 不同水分处理对旱优 113 与扬两优 6 号在不同生育时期的水分利用效率的影响

Fig.8 Instantaneous water use efficiency (IWUE) of HY113 and YLY6 in different water treatments at different growth stages

显著低于 HY113, 在抽穗开花期显著高于 HY113; D 处理下, YLY6 水分利用效率在拔节期与抽穗开花期显著低于 HY113, 而其余 2 个生育时期水分利用效率显著高于 HY113。

2) 不同叶位单叶水分利用效率。由表 4 可知, 乳熟期节水抗旱稻 HY113 整体比高产水稻 YLY6 具有较高的瞬时水分利用效率。F 处理下, HY113 孕穗期不同叶位水分利用效率较 YLY6 降低 5.95%~19.38%, S 处理下, HY113 孕穗期倒 2 叶水分利用效率显著高于 YLY6, 其余叶位差异不显著。同理, 乳熟期 F 处理下, HY113 剑叶与倒 4 叶水分利用效率显著高于 YLY6; S 处理下 HY113 倒 3 叶与倒 4 叶水分利用效率显著高于 YLY6, 乳熟期 HY113 剑叶与倒 2 叶水分利用效率比 YLY6 的高 14.42% 与 16.77%。由此表明, 2 种水分处理下节水抗旱稻 HY113 在生育后期不同叶位均维持较高的瞬时水分利用效率。

2.7 全生育期干旱胁迫对 HY113 与 YLY6 不同生育时期干物质积累量的影响

节水抗旱稻 HY113 与高产水稻 YLY6 干物质积累量随生育进程的推进基本呈增大趋势(图 9)。与 F 处理相比, S 处理下干物质积累量升高 1.35%~6.57%, D 处理下干物质积累量降低 16.92%~45.92%。F 和 S 处理下, 高产水稻 YLY6

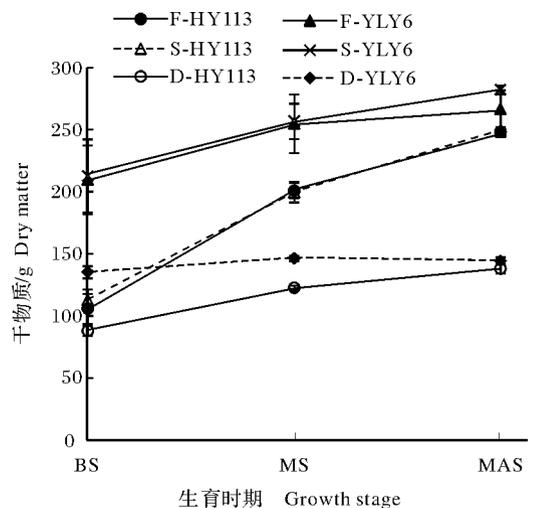


图 9 不同水分处理对旱优 113 与扬两优 6 号在不同生育时期的干物质积累

Fig.9 Dry matter accumulation of HY113 and YLY6 in different water treatments at different growth stages

表 3 不同水分处理下早优 113 和扬两优 6 号在孕穗期和乳熟期不同叶位的光合特征
Table 3 The photosynthetic characteristics of different leaf positions of HY113 and YLY6 under different water treatments at BS and MS growth stages

光合特征 Photosynthetic characteristics	品种 Variety	处理 Treatments	孕穗期 BS				乳熟期 MS					
			D1	D2	D3	D4	合计 Total	D1	D2	D3	D4	合计 Total
净光合速率/ ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)	HY113	F	19.87a	20.64ab	17.64a	12.96a	71.11a	17.68b	9.28b	6.50b	6.09a	39.55c
		S	17.19b	19.86ab	14.24b	12.88a	64.16a	14.64c	8.77b	6.75b	3.17b	33.33d
Pn	YLY6	F	19.95a	22.89a	18.64a	13.24a	74.73a	22.19a	13.91a	7.36b	4.41b	47.87b
		S	19.40ab	18.33c	16.91ab	11.15a	65.80a	23.65a	13.46a	9.86a	6.31a	53.28a
蒸腾速率/ ($\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)	HY113	F	12.66a	13.08a	10.38a	9.72a	45.83a	4.63c	4.37b	3.65b	2.49c	15.14b
		S	10.53b	10.68b	9.12a	8.62a	38.95a	7.18b	4.38b	3.07b	2.13	15.93b
Tr	YLY6	F	11.17ab	13.67a	11.06a	8.67a	44.58a	10.10a	8.91a	5.31a	3.86b	28.18a
		S	12.87a	13.51a	11.02a	8.91a	46.30a	10.71a	7.64a	6.15a	4.98a	29.48a

光合特征 Photosynthetic characteristics	品种 Variety	处理 Treatments	孕穗期 BS				乳熟期 MS					
			D1	D2	D3	D4	平均 Mean	D1	D2	D3	D4	平均 Mean
气孔导度/ ($\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)	HY113	F	0.44a	0.51ab	0.38a	0.30a	0.41a	0.28b	0.16b	0.06b	0.06a	0.14b
		S	0.38a	0.42b	0.31a	0.28a	0.35a	0.24b	0.14b	0.09b	0.04b	0.13b
Gs	YLY6	F	0.42a	0.55a	0.35a	0.28a	0.40a	0.46a	0.33a	0.16a	0.09b	0.26a
		S	0.42a	0.48ab	0.33a	0.26a	0.37a	0.41a	0.28b	0.19a	0.15b	0.24a

表 4 不同水分(F:淹水;S:湿润)处理下早优 113 和扬两优 6 号在乳熟期(MS)不同叶位单位叶瞬时水分利用效率
Table 4 The instantaneous water use efficiency of different leaf positions of HY113 and YLY6 under different water treatments (F:Traditional flooding; S:Saturated treatment) at BS (booting stage) and MS (milky stage) growth stages

品种 Variety	处理 Treatments	孕穗期 BS				乳熟期 MS					
		D1	D2	D3	D4	平均 Mean	D1	D2	D3	D4	平均 Mean
HY113	F	1.57a	1.58b	1.40a	1.29a	1.46a	3.89a	2.00a	2.23ab	2.45a	2.64a
	S	1.73a	1.86a	1.57a	1.52a	1.67a	2.38b	2.06a	2.61a	2.26a	2.33a
YLY6	F	1.71a	1.68ab	1.55a	1.60a	1.64a	2.26b	1.82a	1.38b	1.20b	1.67b
	S	1.71a	1.62b	1.57a	1.47a	1.59a	2.08b	1.79a	1.61b	1.39b	1.71b

表 5 不同水分处理下旱优 113 与扬两优 6 号的产量与产量构成

Table 5 Yield and yield components of HY113 and YLY6 in different water treatments

品种 Variety	处理 Treatments	单桶有效穗数 Effective panicles per pot	每穗粒数 Grain number per spike	千粒重/g 1000-grains weight	结实率/% Filled grains rate	单桶产量/g Yield per pot
HY113	F	24.3ab	239.3ab	29.0a	81.8a	168.1b
	S	23.3ab	248.2a	27.4abc	83.9a	166.8b
	D	22.0c	105.2c	24.5d	57.9 b	31.8d
YLY6	F	26.7ab	225.2b	28.7ab	76.5a	170.0b
	S	27.7a	233.0ab	27.0bc	84.0a	186.3a
	D	24.0ab	104.2c	25.5cd	61.3b	41.9c

干物质积累量在孕穗期、乳熟期与成熟期显著高于节水抗旱稻 HY113; D 处理下, YLY6 干物质积累量在孕穗期与乳熟期显著高于 HY113, 成熟期差异不显著。因此, S 处理下高产水稻 YLY6 在水稻生长的 3 个重要生育时期均维持较高的干物质积累量。

D 处理下 YLY6 干物质积累降低的幅度高于 HY113, 在孕穗期和成熟期 D 处理下两品种差异不显著, 其原因一方面是 YLY6 本身具有较高的干物质积累基础, 另一方面说明 HY113 具有潜在抗旱机制, 有待进一步研究。

2.8 产量和产量构成因子

就产量而言(表 5), 与 F 处理相比, S 处理下产量升高 0.77%~9.59%, 而 D 处理下产量显著降低。F 处理下, YLY6 产量较 HY113 升高 1.13%; 相比 HY113, S 处理下 YLY6 产量显著升高, 并且维持较高的有效穗数、每穗粒数与结实率。D 处理下, YLY6 产量和有效穗数显著高于 HY113。

3 讨论

本研究结果显示, 与传统淹灌相比, 干旱处理下产量显著降低, 主要是干旱处理下每穗粒数、千粒重与结实率显著受到限制, 这与杨晓龙等^[24] 研究结果相似; 另外, 干旱处理下, HY113 产量降低幅度显著高于 YLY6, 主要原因可能是干旱条件下 HY113 在花前降低了功能叶光合生产力, 从而降低了同化物在营养器官的积累, 从物质和能量方面限制水稻植株抽穗开花的启动, 进一步影响了每穗粒数和千粒重的形成进而降低了产量; 另外一种可能是 HY113 并没有高产潜力, 而 YLY6 有高产潜力, 当面临干旱胁迫时, YLY6 有较低的产量落差。湿润处理下高产水稻 YLY6 产量显著高于传统淹灌和干旱处理, 主要是 YLY6 具有较高的有效穗数、每穗粒数

与结实率, 维持较优的产量构成因子, 这与前人的研究结果相一致^[25-28]。湿润处理下 YLY6 干物质积累量在孕穗期、乳熟期与成熟期显著较高, 生育前期积累较多的干物质, 从而在生育后期具有较多的干物质向穗部输出转化, 从而为水稻高产提供物质与能量基础。本研究结果也表明, 光合作用是干物质积累的基础, 而干物质的积累与产量及产量构成因子密切相关, 湿润处理下 YLY6 功能叶维持较高的光合生产能力, 支撑该处理产量的提高。

本研究中与传统淹灌相比, 湿润处理下功能叶净光合速率在乳熟期显著升高, 干旱处理下功能叶净光合速率在拔节期、孕穗期与抽穗开花期显著降低, 并且湿润处理下, YLY6 功能叶净光合速率在抽穗开花期与乳熟期显著高于 HY113, 乳熟期倒 2 叶、倒 3 叶与倒 4 叶的净光合速率也显著高于 HY113。由此表明, 湿润处理下 YLY6 提高了植株中上层的光能利用效率, 进而维持较高的光合生产能力。另外, 与传统淹灌相比, 湿润处理下, 功能叶 SPAD 值在孕穗期之后维持较高的水平, 并且乳熟期剑叶、倒 2 叶、倒 3 叶与倒 4 叶均具有较高的气体交换能力, 使植物维持较高的光合生产能力, 同时为生育后期干物质的积累与分配提供物质基础。

提高水分利用效率是面对有限的水供给时增加农作物产量的有效方法^[29], 并且单叶水平水分利用效率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^[30]。本研究结果表明, 与传统淹灌相比, 湿润与干旱处理下功能叶的叶片瞬时水分利用效率在拔节期均显著升高, 这与沙依然·外力等^[14] 研究结果一致。本研究中, 乳熟期高产水稻 YLY6 的不同叶位在传统淹灌与湿润处理下均维持较低的瞬时水分利用效率, 这与湿润处理下 YLY6 乳熟期不同叶位的气孔导度与蒸腾速率较 HY113 维持较低的水平相一致。主要是湿润处理下 YLY6 具有

适宜的叶片水势、较高的气孔开度,保证了正常的吸水与气体交换能力,具有较高的光合速率和蒸腾速率,但是光合速率较蒸腾速率高,因此湿润与干旱处理下功能叶的叶片瞬时水分利用效率维持了较高水平。湿润处理下 YLY6 乳熟期不同叶位具有较高的气孔开度与蒸腾速率、较低的叶水势、较高的叶绿素含量,保证了较高的光合速率,从而在孕穗期、乳熟期与成熟期均维持较高的干物质积累量,最终产量显著高于其他处理,同时该模式也协调了各产量构成因子间的关系,产量构成因子得到优化,最终维持较高的产量。

参 考 文 献

- [1] YANG J C, YONG D U, LIU H. Cultivation approaches and techniques for annual super-high-yielding of rice and wheat in the lower reaches of Yangzi River[J]. *Sci Agr Sin*, 2008, 41: 1611-1621.
- [2] LIU Z Y, WANG G L, WANG H L. Development status and improvement progress of low yield farmland in China[J]. *North Hort*, 2013, 15: 188-190.
- [3] YE Y S, LIANG X Q, CHEN Y X, et al. Alternate wetting and drying irrigation and controlled-release nitrogen fertilizer in late-season rice: effects on dry matter accumulation, yield, water and nitrogen use[J]. *Field crops research*, 2013, 144: 212-224.
- [4] SUNY 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.
- [5] 杨建昌, 丁艳峰. 节水灌溉对水稻产量形成的影响[J]. *江苏农学院学报*, 1992(4): 7-12.
- [6] 茆智, 崔远来, 董斌, 等. 水稻高效节水与持续高产的灌排技术[J]. *水利水电技术*, 2002(2): 65-67.
- [7] 姚林, 郑华斌, 刘建霞, 等. 中国水稻节水灌溉技术的现状及发展趋势[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(5): 1381-1387.
- [8] 杨建昌, 王志琴, 朱庆森. 水稻品种的抗旱性及其生理特性的研究[J]. *中国农业科学*, 1995, 28(5): 65-72.
- [9] 徐芬芬, 曾晓春, 石庆华. 干湿交替灌溉方式下水稻节水增产机理研究[J]. *杂交水稻*, 2009, 24(3): 72-75.
- [10] 孙小淋. 结实期干-湿交替灌溉对水稻产量和品质的影响及其生理机制[D]. 扬州: 扬州大学, 2011.
- [11] 黄新宇. 不同地表覆盖旱作水稻的生长与水分利用效率的研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2004.
- [12] 张荣萍. 不同灌水方式对水稻生育特性和产量及其水分利用率的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2006.
- [13] 汪强, 樊小林, KLAUS D, 等. 华南地区覆盖旱作水稻节水及其水分利用效率研究[J]. *灌溉排水学报*, 2007, 26(4): 89-92.
- [14] 沙依然·外力, 李晨, 葛道阔, 等. 干旱胁迫下水稻光合特性、冠层-空气温差及水分利用效率的变化[J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(1): 86-89.
- [15] 褚光, 展明飞, 朱宽宇, 等. 干湿交替灌溉对水稻产量与水分利用效率的影响[J]. *作物学报*, 2016, 42(7): 1026-1036.
- [16] 张荣萍, 马均, 王贺正, 等. 不同灌水方式对水稻结实期一些生理性状和产量的影响[J]. *作物学报*, 2008, 34(3): 486-495.
- [17] 周峥嵘, 傅志强. 不同水分管理方式对水稻生长及产量的影响[J]. *作物研究*, 2012, 26(s1): 5-8.
- [18] 余新桥, 刘国兰, 李明寿, 等. 节水抗旱杂交稻新组合早优 73[J]. *杂交水稻*, 2016, 31(4): 79-81.
- [19] 赵步洪, 王朋, 张洪熙, 等. 两系杂交稻扬两优 6 号源库特征与结实特性的分析[J]. *中国水稻科学*, 2006, 20(1): 65-72.
- [20] 陈国林, 王兆骞. 水稻湿润灌溉的节水效应研究[J]. *浙江农业大学学报*, 1997, 23(2): 123-127.
- [21] 金松恒, 蒋德安, 王品美, 等. 水稻孕穗期不同叶位叶片的气体交换与叶绿素荧光特性[J]. *中国水稻科学*, 2004, 18(5): 443-448.
- [22] 李霞, 焦德茂, 刘友良. 不同水稻品种各层叶片光合能力的比较[J]. *江苏农业学报*, 2004, 20(4): 213-219.
- [23] 江元元. 节水抗旱稻早优 113 的产量与生理特性研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
- [24] 杨晓龙, 汪本福, 陈亮, 等. 抽穗期干旱对水稻生理性状和产量的影响[J]. *中国稻米*, 2015, 21(4): 138-141, 146.
- [25] 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.
- [26] YAO F X, HUANG J L, CUI K H, et al. Agronomic performance of high-yielding rice variety grown under alternate wetting and drying irrigation[J]. *Field crops research*, 2012, 126(1): 16-22.
- [27] CHU G, WANG Z Q, ZHANG H, et al. Alternate wetting and moderate drying increases rice yield and reduces methane emission in paddy field with wheat straw residue incorporation[J]. *Food & energy security*, 2015, 4(3): 238-254.
- [28] YANG J C, LIU K, WANG Z Q, et al. Water-saving and high-yielding irrigation for low land rice by controlling limiting values of soil water potential[J]. *Journal of integrative of plant biology*, 2007, 49(10): 1445-1454.
- [29] RICHARDS R A, REBETZKE G J, CONDON A G, et al. Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals[J]. *Crop science*, 2002, 42(1): 111-121.
- [30] 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.

Responses of photosynthetic characteristics of different leaf positions in water-saving drought-tolerant rice and high-yield rice to soil moisture change

SONG Weizhou¹ LIU Renwang¹ JIANG Songsong¹
JIANG Yuanyuan¹ CAO Cougui^{1,2} LI Ping^{1,2}

1.College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University,
Wuhan 430070, China;

2.Hubei Collaborative Innovation Center for Grain Industry (Yangtze University),
Jingzhou 434025, China

Abstract In order to reveal the change in photosynthetic characteristics and responsive mechanisms of different leaf positions in water-saving drought-resistant rice and high-yield rice under water-saving irrigation, water-saving and drought-resistant rice Hanyou113 (HY113) and high-yield rice Yangliangyou 6 (YLY6) were used to conduct a pot experiment in 2015. The effects of traditional flooding (F), saturated treatment (S) and drought treatment (D) on the leaf water potential, SPAD values, leaf gas exchange, instantaneous water use efficiency of function leaf at four important growth stages including jointing stage, booting stage, heading stage and milky stage and yield of rice varieties were studied. The results showed that the yield of YLY6 in S treatment was significantly increased compared with other treatments, contributed by higher effective panicles, grains per panicle and filled grains rate. Correlation analyses showed that there was a significant positive correlation between dry matter accumulation and yield heading stage and milky stage, and a significant positive correlation between net photosynthetic rate at the booting stage and heading stage and the dry matter quality at heading stage and milky stages. The dry matter accumulation of YLY6 at booting stage, heading stage and milky stage under saturated treatment was significantly higher than that of HY113. The instantaneous water use efficiency of YLY6 at heading stage was significantly higher than that of HY113. Under S treatment, YLY6 maintained high net photosynthetic rate with high SPAD value, stomatal conductance, and transpiration rate at the post-fertility stage (from milky stage to mature stage) to maintain a high photosynthetic productive potential. Therefore, YLY6 maintains high photosynthetic capacity in different leaf positions at the late growth stage (milky period) under S treatment, which is the basis for water-saving and high-yield rice.

Keywords rice; water-saving irrigation; photosynthetic characteristics; dry matter accumulation; water use efficiency; leaf positions; yield

(责任编辑:张志钰)