

李 君, 娄运生, 马 莉, 等. 夜间增温和水分管理耦合对水稻叶片光合作用和荧光特性的影响[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(3): 506-513.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2019.03.002

夜间增温和水分管理耦合对水稻叶片光合作用和荧光特性的影响

李 君^{1,2}, 娄运生^{1,2}, 马 莉², 李 睿², 张 震²

(1. 南京信息工程大学气象灾害预报预警与评估协同创新中心, 江苏 南京 210044; 2. 南京信息工程大学江苏省农业气象重点实验室, 江苏 南京 210044)

摘要: 气候变暖和水资源短缺是水稻可持续生产面临的重要问题。通过大田模拟试验, 研究被动式夜间增温下, 节水灌溉对水稻植株叶片光合作用及叶绿素荧光特性的影响。采用 2 因素随机区组设计, 夜间温度设 2 个水平, 即常温对照(CK)和夜间增温(NW), 水分管理设 2 个水平, 即常规淹水灌溉(5 cm 水层)和湿润灌溉(节水灌溉, 无水层)。结果表明: 被动式夜间增温装置可使常规淹水灌溉和湿润灌溉下水稻全生育期冠层的夜间平均温度分别升高 0.42 °C 和 1.18 °C。相同水分管理下, 夜间增温处理水稻叶片的叶绿素相对含量和最大净光合速率下降, 光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率和荧光耗散升高, 光合机构性能下降, 干物质积累量减少。综合比较, 夜间增温下湿润灌溉处理能够提高水稻的净光合速率和光饱和点, 降低水稻的光补偿点、暗呼吸速率和荧光耗散, 使水稻的光适应范围增大, 光合机构性能增强, 但降低了水稻的穗干质量。

关键词: 夜间增温; 水分管理; 光合作用; 快相叶绿素荧光

中图分类号: S511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2019)03-0506-08

Effect of nighttime warming and water managements coupling on photosynthetic and fluorescence characteristics in rice

LI Jun^{1,2}, LOU Yun-sheng^{1,2}, MA Li², LI Rui², ZHANG Zhen²

(1. Collaborative Innovation Center on Forecast and Evaluation of Meteorological Disasters, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China; 2. Jiangsu Key Laboratory of Agricultural Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: Global warming and water shortage are important issues in the face of rice sustainable production. A field experiment was conducted to investigate the effects of water saving irrigation on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics in rice under nighttime warming. Randomized block design was adopted in the experiment. Night temperature was set two levels, nighttime warming (NW, nighttime warming) and control (CK, ambient temperature), and water management was set two levels, traditional flooding irrigation (F, 5 cm water layer) and moistening irrigation (M, water saving irrigation without water layer). The results showed that the passive warming system increased the nighttime average temperature of the canopy in the whole growth period of rice under

traditional flooding irrigation and moistening irrigation by 0.42 °C and 1.18 °C, respectively. Compared with ambient temperature, nighttime warming decreased the SPAD value and maximum net photosynthetic rate of rice, increased the light saturation point, light compensation point, dark respiration rate and fluorescence dissipation, decreased the

收稿日期: 2018-08-31

基金项目: 国家自然科学基金项目(41875177、41375159); 江苏省自然科学基金项目(BK20131430)

作者简介: 李 君(1994-), 女, 山东莱州人, 硕士研究生, 主要从事农业气象方面研究。(E-mail) leajun@163.com

通讯作者: 娄运生, (E-mail) yunshlou@163.com

performance of photosynthetic apparatus, and decreased the dry matter accumulation. In conclusion, under nighttime warming, moistening irrigation increased the net photosynthetic rate and light saturation point in rice, reduced the light compensation point, dark respiration rate and fluorescence dissipation of rice, increased the light adaptation range of rice, enhanced the performance of photosynthetic apparatus, reduced the dry weight of panicles.

Key words: nighttime warming; water management; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

IPCC (Intergovernmental panel on climate change)第5次评估报告指出,1880年至2012年,全球地表平均温度升高了0.65~1.06℃,预计未来将持续升高^[1]。气温增加幅度存在明显的昼夜和季节非对称性,即夜间增温幅度大于白天,冬季增温幅度大于夏季^[2-3]。水稻是中国主要粮食作物,也是农田耗水量最大的作物之一,而淡水资源短缺严重制约水稻的可持续生产。传统淹灌模式不仅限制水稻高产潜力的发挥,也会加剧农业用水的紧张程度,因此,节水灌溉是水稻生产的必由之路^[4-7]。

光合作用是影响水稻生长、干物质积累和产量形成的重要生理过程^[8-10]。光响应曲线可反映光照度变化下植物净光合速率的变化特征,进而反映植物的光合能力^[11]。叶绿素荧光技术可深入探究光合作用的内在机理,通过高速连续激发光得到快相荧光动力学(OJIP)曲线,它蕴藏着丰富的光合信息,可实现无损条件下对植物光合性能的监测^[12]。作物产量的高低与光合能力密切相关^[13],而温度和水分是影响光合作用的重要因子。因此,研究夜间增温下不同水分管理对水稻光合及荧光特性的影响,对指导水稻节水生产具有重要意义。

夜间增温对水稻光合作用的影响虽有不少报道,但研究结果不一致,目前夜间增温对水稻荧光特性影响的研究较少。有研究发现,夜间增温降低水稻的光合效率^[14],有研究指出,夜间增温可促进呼吸作用,降低叶片的碳水化合物含量,从而促进白天的光合速率^[15],也有人认为,夜间增温对水稻的光合速率没有影响^[16]。可见,夜间增温对水稻光合作用的影响比较复杂。节水灌溉对水稻生产影响的研究多集中于产量、品质、水肥利用效率等方面^[17-19],有关节水灌溉对水稻荧光特性影响的研究较少。

有关夜间增温或节水灌溉对水稻荧光特性的研究,大多采用调制式荧光仪^[20],将连续激发式荧光仪应用于水稻荧光特性的研究尚不多见。采用连续激发式荧光仪能够弥补调制式荧光仪对光系统II(PSII)反映不足的缺点^[12]。目前连续激发式荧光

仪多应用于棉花、中草药、乔木等植物的研究^[21-23]。因此,本研究拟以水稻为研究对象,采用连续激发式荧光仪,通过大田模拟试验探究夜间增温和水分管理交互作用对水稻光合作用和荧光特性的影响,以期气候变暖背景下的水稻节水灌溉生产提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

田间试验于2017年6-10月在南京信息工程大学农业气象试验站(32.0°N, 118.8°E)进行。该站地处亚热带湿润季风气候区,年均降水量1 100 mm,年均气温15.6℃。供试土壤为潜育型水稻土,土壤质地为壤质黏土,全碳、全氮含量分别为19.40 g/kg和1.45 g/kg,黏粒含量261.00 g/kg,pH为6.2(水土比为1:1,质量比)。供试水稻品种为南粳5055,于2017年5月7日育苗,6月7日移栽,株行距为10 cm×20 cm。移栽前1 d,每个小区施用复合肥料315 g,相当于氮(N)、磷(P₂O₅)、钾(K₂O)施用量均为200 kg/hm²。

试验采用2因素随机区组设计,夜间温度设2个水平,即夜间增温(NW)和常温对照(CK),水分管理设2个水平,即常规淹水灌溉(F,5.0 cm水层)和湿润灌溉(M,节水灌溉,无水层)。试验共计4个处理,即,常规淹水灌溉+常温对照(F+CK),湿润灌溉+常温对照(M+CK),常规淹水灌溉+夜间增温(F+NW),湿润灌溉+夜间增温(M+NW)。夜间增温采用开放式被动增温方法,从2017年6月15日起,于19:00至次日6:00将铝箔反射膜置于高度可调钢架上以覆盖水稻冠层,根据水稻生长进程对铝箔膜的高度进行调整,使铝箔膜与水稻冠层保持0.3 m左右。在水稻冠层上方0.1 m处安装温度传感器,所测温度作为冠层温度,温度数据记录间隔为30 min。为避免夜间增温盖膜影响降水的接纳,降雨天夜间不覆盖铝箔反射膜。同时,为避免增温设施被破坏,风速大于10 m/s时也不覆盖。除晒田外

(晒田时间为 8 月 1 日-8 月 12 日),水稻生长期內常规淹水灌溉稻田保持 5.0 cm 左右的水层,湿润灌溉稻田保持土壤湿润。根据田间水位及降雨情况用水泵进行合理灌溉。每个处理重复 3 次,随机排列,共 12 个小区,小区面积为 4 m²,各小区間通过田埂、塑料薄膜和保护行間隔,避免水肥侧渗干扰。采用常规大田管理,根据田间实际情况进行病虫害防治。

1.2 测定项目及方法

于 2017 年 9 月 1 日(灌浆期)8:30-11:30,用 Li-6400 便携式光合作用测定仪的 LED 光源叶室测定水稻剑叶的中部,光合有效辐射梯度设定为:2 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、1 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、300 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、50 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、20 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。光响应曲线测定过程中,光合仪的流速为 500 $\mu\text{mol}/\text{s}$,参比室 CO₂ 浓度设定为 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$,测定前将仪器放于田间至少预热 30 min。用叶子飘模型模拟光响应曲线,并计算光饱和点、光补偿点等光响应特征参数^[24]。

于 2017 年 9 月 1 日(灌浆期)8:30-11:30,用 Hansatech 公司生产的植物效率分析仪(Pocket PEA)测定水稻叶片叶绿素快相荧光动力学(OJIP)曲线及荧光参数。各小区选取长势相近的 3 株水稻,用暗反应夹子夹住剑叶的中部,暗适应 20 min 后,给以 3 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的饱和光强度,荧光信号的记录时间设定为 1 s,仪器以 10 μs 的时间間隔自动记录荧光信号。叶绿素荧光参数参照 Strasser 等^[25-26] 和李鹏民等^[12] 的方法计算。

在水稻主要生育期即分蘖期、拔节期、抽穗开花期、灌浆期和成熟期,用手持便携式叶绿素仪(SPAD-502)测定水稻顶部完全展开叶片的叶绿素相对含量(SPAD 值),每张叶片测定 3 次后的平均值作为该叶片的叶绿素相对含量,每小区设 3 个重复,然后取平均值。

在水稻成熟期进行采样,每个小区随机选取具有代表性的 3 株植株,采集其地上部,同时将根系从土壤中挖出(注意保持根的完整性)并用自来水洗净。将样品按叶片、茎鞘、穗和根分装,置于烘箱中 105 $^{\circ}\text{C}$ 杀青 30 min,然后 80 $^{\circ}\text{C}$ 烘干至恒质量,干燥

冷却至室温后测定植株各部位干物质的质量。

1.3 数据处理及分析方法

Pocket PEA 可产生以时间为横坐标,原始荧光值为纵坐标的叶绿素快相荧光动力学曲线。为对比各处理間差异,克服原始 OJIP 曲线变异性大的缺点,本研究根据公式 $(F_t - F_0)/(F_m - F_0)$ 对原始曲线进行标准化处理,其中 F_t 表示在 t s 时的荧光强度, F_0 表示最小荧光强度, F_m 表示最大荧光强度。标准化的荧光信号数据用相对可变荧光(V_t)表示^[27]。

试验数据用 Microsoft Excel 2007 和 SPSS 21.0 进行处理和统计分析,用最小差异显著法(LSD)分析各指标平均值間差异的显著性,用 Origin 9.0 和 Microsoft Excel 2007 绘制图表。

2 结果与分析

2.1 被动式夜间增温的效果

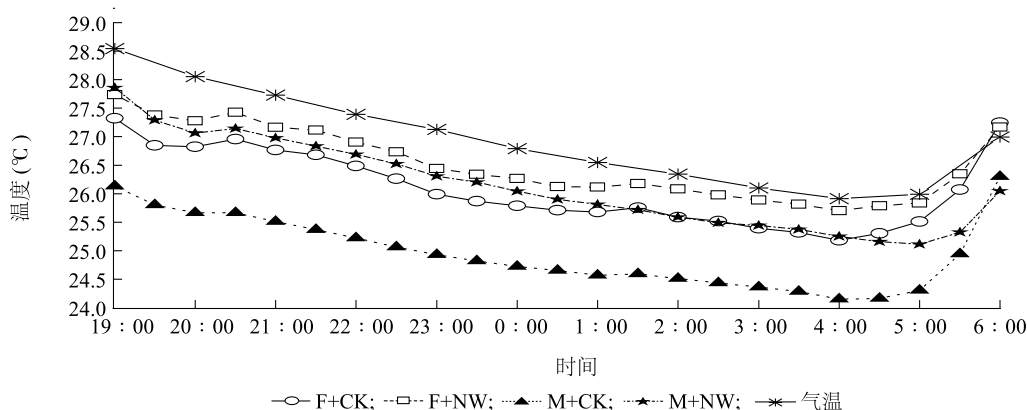
从设置被动增温装置开始至数据测定之日夜间(19:00至次日6:00)水稻冠层平均温度和气温的变化(图 1)显示,各处理水稻冠层夜间温度变化均总体表现为先降低后升高,与气温变化趋势相同,说明该增温系统不会改变夜间温度的变化规律。M+NW 和 F+CK 处理水稻的冠层温度在 2:00-3:30 几乎相同,但从 4:00 开始 F+CK 处理水稻的冠层温度高于 M+NW 处理,说明常规淹水灌溉处理在夜间起到一定的保温作用。F+NW、M+NW、F+CK 和 M+CK 处理水稻冠层的夜间平均温度分别为 26.51 $^{\circ}\text{C}$ 、26.14 $^{\circ}\text{C}$ 、26.09 $^{\circ}\text{C}$ 和 24.96 $^{\circ}\text{C}$ 。与常温对照相比,夜间增温使常规淹水灌溉处理和湿润灌溉处理的水稻冠层平均温度分别增加了 0.42 $^{\circ}\text{C}$ 和 1.18 $^{\circ}\text{C}$ 。与湿润灌溉处理相比,相同气温条件下常规淹水灌溉处理水稻冠层的夜间平均温度较高。常规淹水灌溉处理下夜间增温幅度较低,原因可能在于水的比热容大,夜间水面辐射较弱。湿润灌溉处理由于无水层覆盖,夜间地面辐射较强,增温幅度较高。

2.2 夜间增温下不同水分管理对水稻光合作用的影响

2.2.1 光响应曲线 图 2 显示,水稻叶片净光合速率随光照度增大而增大,当光照度达到 1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,水稻净光合速率上升幅度明显减缓,随着光照度的进一步增加,各处理相继出现光饱和现象。当光照度为 1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,与 F+CK 和 M+CK 处理相比,F+NW 和 M+NW 处理的水

稻净光合速率分别降低了 22.06% 和 11.10%; 与常规淹水灌溉相比, 湿润灌溉下 CK 和 NW 处理水稻的净光合速率分别升高 41.25% 和 61.11%。可见,

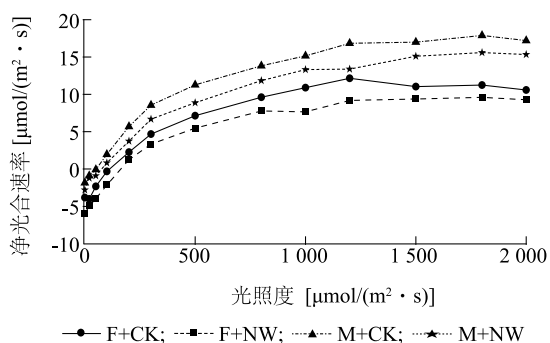
不论增温与否, 湿润灌溉处理都提高了水稻的光合能力。



F: 常规淹水灌溉; M: 湿润灌溉; CK: 常温对照; NW: 夜间增温。

图 1 各处理水稻冠层夜间平均温度和气温变化过程

Fig.1 Variations of hourly mean nighttime temperature and air temperature in rice under different treatments



F、M、CK、NW 见图 1 注。

图 2 水稻叶片的光响应曲线

Fig.2 Light-response curves of rice leaves

2.2.2 光响应特征参数 表 1 显示, 与常温对照相比, 夜间增温处理使常规淹水灌溉处理和湿润灌溉处理的水稻植株叶片最大净光合速率分别降低了 17.8% 和 9.8%。与常规淹水灌溉处理相比, 湿润灌溉处理使常温对照处理和夜间增温处理的水稻植株叶片最大净光合速率分别显著升高了 53.2% 和 68.0% ($P < 0.05$)。与 F+CK 处理相比, 夜间增温处理和湿润灌溉处理均显著提高水稻叶片的光饱和点。无论水分管理如何, 夜间增温处理均使水稻叶片的光补偿点显著升高, 无论增温与否, 湿润灌溉处理均使水稻叶片的光补偿点显著降低。与常规淹水灌溉处理相比, 湿润灌溉处理下光饱和点升高, 光补偿点下降, 说明水稻植株光合作用的光适应范围更广。夜间增温处理使水稻叶片的暗呼吸速率升高,

而湿润灌溉处理使水稻叶片的暗呼吸速率降低, 其中湿润灌溉处理对暗呼吸速率的降低作用达到显著水平, 而夜间增温对暗呼吸速率的影响只在常规淹水灌溉条件下达显著水平。F+NW、M+NW、F+CK 处理下水稻植株的暗呼吸作用较强, 在黑暗条件下消耗较多的同化物, 而 M+CK 处理在黑暗条件下消耗的同化物较少, 有利于有机物的积累。

2.3 夜间增温下不同水分管理对水稻叶绿素快相荧光动力学的影响

2.3.1 叶绿素快相荧光动力学曲线 由 V_L 绘制的 OJIP 曲线 (图 3A) 显示, 各处理下水稻均有典型的叶绿素快相荧光动力学曲线, 具有 O、J、I、P 等相点。各处理的曲线形态较为相似, 但达到 P 相的时间不同, F+NW、F+CK、M+NW 和 M+CK 处理分别为 270 ms (P1)、300 ms (P2)、500 ms (P3) 和 600 ms (P4)。不同处理间 OJIP 曲线的差异, 主要在 J 相 (2 ms) 附近。为了更清晰地观察各处理间荧光信号强度的差异, 用其他 3 个处理与 F+CK 处理的标准化荧光差值 (ΔV_L) 重新作图 (图 3B), 由图 3B 可见, 夜间增温处理的荧光信号强度大部分时间高于 F+CK 处理, 湿润灌溉处理的荧光信号强度大部分时间低于 F+CK 处理, 各处理在 J 相附近的标准化荧光差值差异较大, 夜间增温处理水稻的标准化荧光差值在 I 相附近出现了一个窄峰。说明夜间增温处理和湿润灌溉处理从不同的角度影响着水稻体内的电子传递过程, 使水稻在某些

部分的荧光耗散增多或减少,从而使各处理水稻的光合能力出现差异。

表 1 水稻叶片的光响应特征参数

Table 1 Light response parameters of rice leaves

处理	最大净光合速率 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	光饱和点 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	光补偿点 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	暗呼吸速率 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]
F+CK	11.49±1.35bc	1 403.40±54.96c	118.90±5.39b	4.21±0.78b
F+NW	9.45±0.65c	1 978.39±42.97b	159.10±7.08a	6.14±0.06a
M+CK	17.60±1.14a	2 188.06±44.80b	42.84±4.88d	2.07±0.48c
M+NW	15.88±1.16ab	2 727.86±102.57a	66.85±8.78c	2.64±0.27bc

F、M、CK、NW 见图 1 注。同列数据后不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

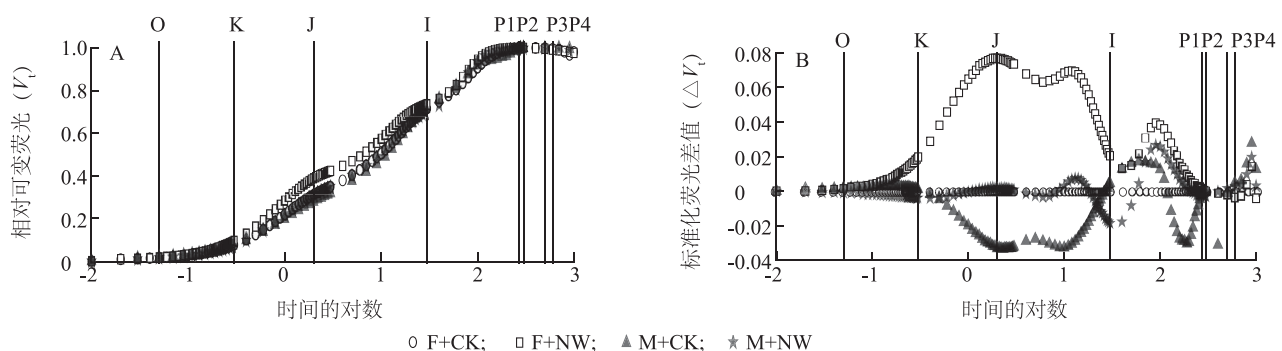


图 3 水稻叶绿素快相荧光动力学曲线
O、K、J、I、P 分别为叶绿素快相荧光动力学曲线不同的相;P1、P2、P3、P4 分别为 F+NW、F+CK、M+NW、M+CK 处理水稻的 P 相点。F、M、CK、NW 见图 1 注。

图 3 水稻叶绿素快相荧光动力学曲线

Fig.3 Fast chlorophyll fluorescence transient kinetic curve of rice

2.3.2 叶绿素快相荧光动力学参数 用 F+CK 处理与其他 3 个处理荧光参数的比值绘制成雷达图(图 4),由图 4 可知,夜间增温下,J 相荧光强度(F_4)与 I 相荧光强度(F_5)差异不大。不同水分处理水稻的 I 相荧光强度差异不大,但相同温度处理下,湿润灌溉处理的 J 相荧光强度明显低于常规淹水灌溉处理。夜间增温下常规淹水灌溉(F+NW)处理的 V_j 高于其他处理,但各处理间 V_i 差异不大,说明 2 ms 之前 F+NW 处理下水稻叶片有活性的反应中心关闭程度高,而照光 30 ms 后,各处理关闭程度基本相同。F+NW 处理的各项比活性参数,尤其是单位活性反应中心吸收的光量(ABS/RC)、单位活性反应中心热耗散的能量(DI_0/RC)、单位活性反应中心捕获的光量(TR_0/RC)、单位活性反应中心用于电子传递的能量(ET_0/RC)均明显高于其他处理,而 PS I 受体侧末端电子受体的量子产额(ϕR_0)和电子传递的能量能传递到电子链末端的量子产率(δR_0)明显低于其他处理。

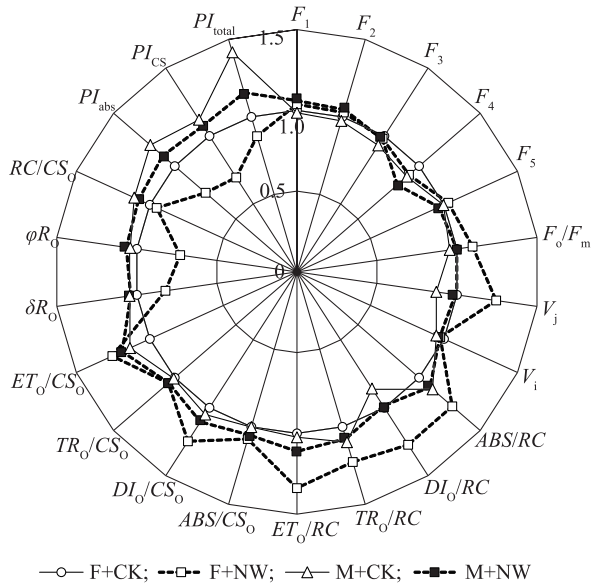
在叶绿素快相荧光动力学曲线参数中,性能指

数能更准确地反映植物光合机构的状态^[28]。相同水分管理条件下,夜间增温的 3 个性能指数(PI_{abs} 、 PI_{cs} 和 PI_{total})均低于常温对照。无论增温与否,湿润灌溉处理的 3 个性能指数均高于常规淹水灌溉处理。说明,水分管理条件相同时,夜间增温处理使水稻叶片的光合性能下降,无论增温与否,湿润灌溉下水稻叶片的光合性能更优。

2.4 夜间增温下不同水分管理对水稻叶片 SPAD 值的影响

图 5 显示,相同水分管理条件下,除分蘖期外,夜间增温处理的各生育期水稻叶片的 SPAD 值均低于常温对照。相同温度管理条件下,湿润灌溉处理水稻叶片的 SPAD 值低于淹水处理。灌浆期,F+NW 和 M+NW 处理下水稻叶片的 SPAD 值分别比 F+CK 和 M+CK 处理低 5.11% 和 2.77%,与光响应曲线的变化趋势一致。可见,夜间增温处理下水稻叶片叶绿素含量的降低是导致水稻净光合速率降低的原因之一。灌浆期,M+CK 和 M+NW 处理水稻叶片的 SPAD 值分别比 F+CK 和 F+NW 处理降低了 3.43%

和 1.05%,与光响应曲线的变化趋势相反,原因可能是各处理间叶绿素含量差异较小,在光合作用中所起的限制能力低,水稻光合作用的差异主要是由其光合机构性能的差异导致。



F、M、CK、NW 见图 1 注。图中 F_1 、 F_2 、 F_3 、 F_4 、 F_5 分别为 O 相、L 相、K 相、J 相、I 相的荧光强度; F_0/F_m 为热耗散的量子比率; V_j 为 J 相的相对可变荧光强度; V_i 为 I 相的相对可变荧光强度; ABS/RC 为单位活性反应中心吸收的光量; DI_0/RC 为单位活性反应中心热耗散的能量; TR_0/RC 为单位活性反应中心捕获的光量; ET_0/RC 为单位活性反应中心用于电子传递的能量; ABS/CS_0 为单位激发态面积吸收的光量; DI_0/CS_0 为单位激发态面积热耗散的能量; TR_0/CS_0 为单位激发态面积被反应中心捕获的光量; ET_0/CS_0 为单位激发态面积用于电子传递的能量; δR_0 为电子传递的能量能传递到电子链末端的量子产率; ϕR_0 为 PS I 受体侧末端电子受体的量子产额; RC/CS_0 为单位激发态面积反应中心数目; PI_{abs} 为以吸收光能为基础的性能参数; PI_{cs} 为以单位面积为基础的性能参数; PI_{total} 为综合性能参数。

图 4 水稻叶绿素荧光参数比较雷达图

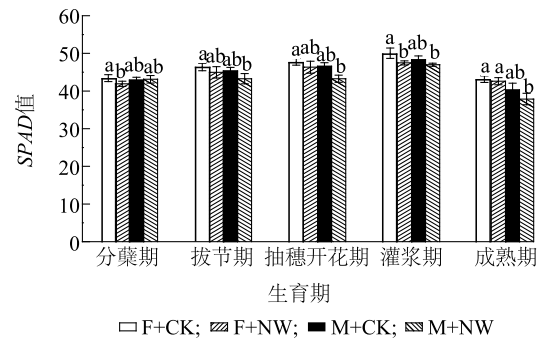
Fig.4 Fluorescence parameters radar plot of rice

表 2 不同处理水稻各部位干质量及根冠比

Table 2 Root-shoot ratio and dry weight of different parts of rice under different treatments

处理	叶干质量(g)	茎干质量(g)	穗干质量(g)	根干质量(g)	总干质量(g)	根冠比(%)
F+CK	3.74±0.42a	6.54±0.28ab	9.61±0.20a	3.80±0.17b	23.69±0.55a	19.11±0.59b
F+NW	3.23±0.08a	6.26±0.43b	8.04±0.54bc	2.68±0.11c	20.21±1.15b	15.27±0.26c
M+CK	3.20±0.17a	7.47±0.19a	8.93±0.42ab	4.74±0.07a	24.34±0.69a	24.16±0.75a
M+NW	2.92±0.23a	6.79±0.29ab	6.42±0.22c	3.79±0.13b	19.92±0.71b	22.55±0.85a

F、M、CK、NW 见图 1 注。同列数据后不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。



F、M、CK、NW 见图 1 注。SPAD: 叶绿素相对含量。图中不同小写字母表示相同生育期内不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。

图 5 各处理水稻主要生育期叶片叶绿素含量的比较

Fig.5 Comparison of chlorophyll content of rice leaves at key growth stages under different treatments

2.5 夜间增温下不同水分管理对水稻生物量的影响

表 2 显示,相同水分处理下,夜间增温处理显著降低了水稻的穗干质量、根干质量和总干质量,与其对水稻光响应曲线的作用一致,这说明夜间增温通过降低水稻的净光合速率,降低了水稻光合产物的生成和累积。相同温度条件下,湿润灌溉显著提高了水稻根干质量和根冠比,说明湿润灌溉促进了有机物向水稻根系的运输,有利于水稻根系的生长。

3 讨论

光合作用是作物产量形成的生理基础,叶绿素荧光参数能准确地反映植物光合作用过程中对光能的吸收、转化和耗散等^[12]。温度和水作为水稻生长的必要因素,同样对水稻光合作用和叶绿素荧光参数有着重要影响。本试验中,湿润灌溉处理下夜间增温处理与常温对照处理各项比活性参数间差异不明显,但常规淹水灌溉处理下夜间增温处理与常温对照处理的比活性参数差异较大。F+NW 处理的水稻虽然单位反应中心吸收、捕获、电子传递的能量 (ABS/RC 、 TR_0/RC 、 ET_0/RC) 在各处理中是最高的,

但其热耗散(DI_0/RC 、 F_0/F_m)也最高,另外 φR_0 、 δR_0 和 RC/CS_0 最低,即电子传递效率最低,最终导致该处理水稻在受光面积相同的情况下光合作用最弱。与 F+NW 处理相比, F+CK 处理下单位反应中心吸收、捕获、电子传递的能量较低,其热耗散也较低,且电子传递效率要高于 F+NW 处理,说明, F+CK 处理的光合作用高于 F+NW 处理。M+NW 和 M+CK 处理的单位反应中心吸收、捕获、电子传递的能量较高,但其热耗散较低,且电子传递效率较高,最终导致湿润灌溉下水稻光能利用率高,光合作用较好。

本研究结果表明,夜间增温处理下水稻在电子传递至初级醌受体 Q_A 形成 Q_A^- 时消耗的能量高于常温对照,且抑制了电子在 Q_A^- 和次级醌受体 Q_B 之间的传递,降低了水稻光合过程中的电子传递效率,增加了光能热耗散比率,降低了水稻叶片的叶绿素含量,使水稻光合机构的光合性能下降,荧光耗散增多,从而降低了水稻的光合效率,与前人研究结果^[29-31]一致。但也有研究发现,夜间增温会提高水稻的净光合速率^[32-35],这可能是由于地区间环境背景温度差异和不同品种水稻对夜间增温的响应存在差异。本试验中,相同温度处理下,湿润灌溉处理水稻叶绿素含量低于常规淹水灌溉处理,但湿润灌溉处理净光合速率高于常规淹水灌溉。这可能是因为湿润灌溉下水稻热耗散较低,电子传递效率较高,荧光耗散少,水稻光合机构的光合性能较好,水稻的光能利用率高,因而促进了水稻的光合作用。也有可能是因为湿润灌溉提高水稻的根系活力,从而促进水稻吸收更多的水分和养分,进而提高水稻的光合作用^[36]。

适宜的温度和水分管理有利于水稻的干物质积累。本试验结果表明,夜间增温处理降低了水稻的穗干质量和总干质量。一方面可能是因为夜间增温下水稻的净光合速率低,荧光耗散高,使其光合产物的生产量和净积累量减少,另一方面可能是因为夜间增温降低了有效穗数和每穗实粒数,导致结实率下降^[37]。本试验中,相同温度下,湿润灌溉水稻具有较高的最大净光合速率和较低的荧光耗散,但湿润灌溉仅显著提高了水稻的根干质量和根冠比,对其他部位生物量和总生物量均无显著影响,这与目前许多研究结果存在较大差异^[38-40],可能与试验条件、试验材料和水分管理程度不同有关。其中,根干质量和根冠比显著增加的原因,可能是湿润灌溉条

件会促进光合碳向水稻根系和土壤中的分配,进而增加光合碳在水稻根系中的累积^[41],但有研究发现,高产水稻的根冠比与产量显著负相关^[42],说明湿润灌溉处理虽然有利于水稻根系生长,但可能造成根系过于冗余,自身消耗增多,造成地上部生物量减少。此外,湿润灌溉处理地上部生物量减少还有可能是因为土壤水溶液中各种营养物质的含量低,从而一定程度上降低了土壤养分的有效性^[43]。

综上所述,本试验采用的被动式夜间增温系统可使常规淹水灌溉和湿润灌溉处理水稻冠层的温度分别升高 0.42 °C 和 1.18 °C,达到夜间增温的效果。本研究将连续激发式荧光仪应用于水稻光合机制的研究中,通过荧光测定深入探讨了夜间增温和不同水分管理耦合对水稻光合机制的影响。相同水分管理下,夜间增温处理使水稻的 SPAD 值、净光合速率下降,光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率和荧光耗散升高,光合机构性能下降,物质积累减少。综合比较,夜间增温下湿润灌溉处理能够提高水稻的最大净光合速率和光饱和点,降低水稻的光补偿点、暗呼吸速率和荧光耗散,使水稻的光适应范围增大,光合机构性能较好,但降低了水稻的穗干质量,说明在未来气候变化下湿润灌溉不利于水稻的生长,但其中的具体原因还有待进一步探究。

参考文献:

- [1] IPCC. Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [2] 刘昌波,纪潇潇,许吟隆,等. SRES A1B 情景下中国区域 21 世纪最高、最低气温及日较差变化的模拟分析[J]. 气候与环境研究, 2015, 20(1): 89-96.
- [3] YANG X, LIU Z, FU C. The possible effect of climate warming on northern limits of cropping system and crop yield in China[J]. Agricultural Sciences in China, 2011, 10(4): 585-594.
- [4] 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.
- [5] LIU L, CHEN T, WANG Z, et al. Combination of site-specific nitrogen management and alternate wetting and drying irrigation increases grain yield and nitrogen and water use efficiency in super rice[J]. Field Crops Research, 2013, 154: 226-235.
- [6] 彭如梦,朱安,张思洁,等. 节水灌溉方式对水稻产量和稻田土壤性状的影响综述[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(23): 31-35.
- [7] 茆智. 水稻节水灌溉在节水增产防污中发挥重要作用[J]. 中国水利, 2009(21): 11-12.
- [8] 袁丹,祝开,李佳慧,等. 施氮量对甘蔗叶绿体超微结构

- 和光合速率的影响[J]. 南方农业学报, 2017, 48(7): 1190-1195.
- [9] 肇思迪, 娄运生, 庞 渤, 等. UV-B 辐射增强下施硅对冬小麦光合特性和产量的影响[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(5): 1036-1043.
- [10] 杨玉珍, 王国霞, 张志浩. 油用牡丹凤丹光合作用对光照度及胞间 CO_2 浓度的季节响应[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(18): 119-122.
- [11] 陈根云, 俞冠路, 陈 悦, 等. 光合作用对光和二氧化碳响应的观测方法探讨[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32(6): 691-696.
- [12] 李鹏民, 高辉远, RETO J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(6): 559-566.
- [13] 张顺堂, 张桂莲, 陈立云, 等. 高温胁迫对水稻剑叶净光合速率和叶绿素荧光参数的影响[J]. 中国水稻科学, 2011, 25(3): 335-338.
- [14] ZHAO C, LIU Q. Growth and photosynthetic responses of two coniferous species to experimental warming and nitrogen fertilization[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2009, 39(1): 1-11.
- [15] TURNBULL M H, MURTHY R, GRIFFIN K L. The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*[J]. Plant, Cell & Environment, 2002, 25(12): 1729-1737.
- [16] MOHAMMED A R, TARPLEY L. High nighttime temperatures affect rice productivity through altered pollen germination and spikelet fertility[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2009, 149(6/7): 999-1008.
- [17] 郭以明, 郭相平, 樊峻江, 等. 蓄水控灌模式对水稻产量和水分生产效率的影响[J]. 灌溉排水学报, 2010, 29(3): 61-63.
- [18] 郭相平, 杨 骥, 王振昌, 等. 旱涝交替胁迫对水稻产量和品质的影响[J]. 灌溉排水学报, 2015, 34(1): 13-16.
- [19] MIAO Y, ZHU Z, GUO Q, et al. Alternate wetting and drying irrigation-mediated changes in the growth, photosynthesis and yield of the medicinal plant *Tulipa edulis*[J]. Industrial Crops and Products, 2015, 66: 81-88.
- [20] 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]. 农业机械学报, 2017, 48(6): 176-183.
- [21] 解卫海, 马淑杰, 祁 琳, 等. Na^+ 吸收对干旱导致的棉花叶片光合系统损伤的缓解作用[J]. 生态学报, 2015, 35(19): 6549-6556.
- [22] 任树勇, 于凯强, 丁晓丽, 等. 低剂量 UV-B 辐射对乌拉尔甘草叶片光合机构的影响[J]. 西北植物学报, 2016, 36(1): 116-123.
- [23] 孟 鹏, 安宇宁, 白雪峰. 沙地赤松光合及叶绿素 a 快相荧光动力学特性[J]. 生态学报, 2016, 36(11): 3469-3478.
- [24] YE Z P, SUGGETT D J, ROBAKOWSKI P, et al. A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of photosystem II in C_3 and C_4 species[J]. New Phytologist, 2013, 199(1): 110-120.
- [25] STRASSER R J, SRIVASTAVA A, TSIMILLI-MICHAEL M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples[M]. London: Taylor and Francis Press, 2000: 445-483.
- [26] STRASSER R J, TSIMILLI-MICHAEL M, SRIVASTAVA A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient[M]. Netherlands: KAP Press, 2004.
- [27] ZELIOU K, MANETAS Y, PETROPOULOU Y. Transient winter leaf reddening in *Cistus creticus* characterizes weak (stress-sensitive) individuals, yet anthocyanins cannot alleviate the adverse effects on photosynthesis[J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(11): 3031-3042.
- [28] VAN HEERDEN P D R, STRASSER R J, KRÜGER G H J. Reduction of dark chilling stress in N_2 -fixing soybean by nitrate as indicated by chlorophyll a fluorescence kinetics[J]. Physiologia Plantarum, 2004, 121(2): 239-249.
- [29] 张伟玮, 娄运生, 朱怀卫, 等. 夜间增温对水稻生长、生理特性及产量构成的影响[J]. 中国农业气象, 2017, 38(2): 88-95.
- [30] 徐兴利, 金则新, 何维明, 等. 不同增温处理对夏蜡梅光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(20): 6343-6353.
- [31] 滕中华, 智 丽, 宗学风, 等. 高温胁迫对水稻灌浆结实期叶绿素荧光、抗活性氧活力和稻米品质的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(9): 1662-1666.
- [32] 陈 金, 田云录, 董文军, 等. 东北水稻生长发育和产量对夜间升温的响应[J]. 中国水稻科学, 2013, 27(1): 84-90.
- [33] LYU G, WU Y, BAI W, et al. Influence of high temperature stress on net photosynthesis, dry matter partitioning and rice grain yield at flowering and grain filling stages[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2013, 12(4): 603-609.
- [34] 魏金连, 潘晓华, 邓强辉. 夜间温度升高对双季早晚稻产量的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(10): 2793-2798.
- [35] DONG W, CHEN J, ZHANG B, et al. Responses of biomass growth and grain yield of midseason rice to the anticipated warming with FATH facility in East China[J]. Field Crops Research, 2011, 123(3): 259-265.
- [36] 张荣萍, 马 均, 王贺正, 等. 不同灌水方式对水稻生育特性及水分利用率的影响[J]. 中国农学通报, 2005, 21(9): 144-150.
- [37] 郑泽华, 娄运生, 左慧婷, 等. 施硅对夜间增温条件下水稻生长和产量的影响[J]. 中国农业气象, 2018, 39(6): 390-397.
- [38] 朱士江, 孙爱华, 张忠学, 等. 不同节水灌溉模式对水稻分蘖、株高及产量的影响[J]. 节水灌溉, 2013(12): 16-19.
- [39] 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.
- [40] 赵黎明, 李 明, 郑殿峰, 等. 灌溉方式对寒地水稻产量及籽粒灌浆的影响[J]. 中国农业科学, 2015, 48(22): 4493-4506.
- [41] 王婷婷, 祝贞科, 朱捍华, 等. 施氮和水分管理对光合碳在土壤-水稻系统间分配的量化研究[J]. 环境科学, 2017, 38(3): 1227-1234.
- [42] 徐国伟, 王贺正, 翟志华, 等. 不同水氮耦合对水稻根系形态生理、产量与氮素利用的影响[J]. 农业工程学报, 2015, 31(10): 132-141.
- [43] 钱晓晴, 沈其荣, 徐 勇, 等. 不同水分管理方式下水稻的水分利用效率与产量[J]. 应用生态学报, 2003, 14(3): 399-404.

(责任编辑:王 妮)