植物营养与肥料学报 2017, 23(5): 1225–1237
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer
doi: 10.11674/zwyf.17067
http://www.plantnutrifert.org

干湿交替灌溉与施氮量对水稻叶片光合性状的耦合效应

徐国伟[1,2]，陆大克[1]，王贺正[1]，陈明灿[1]，李友军[1]
（1 河南科技大学农学院，河南洛阳 471003；2 扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室，江苏扬州 225009）

摘要:【**目的**】探讨干湿交替灌溉与施氮量耦合对水稻光合性状及其效应的影响，从光合源及光合质方面阐明不同水氮组合处理在光合性状上的差异。【**方法**】以新稻 20 为材料进行土培试验，设置浅水层灌溉 (0 kPa)、轻度干湿交替灌溉 (–20 kPa) 和重度干湿交替灌溉 (–40 kPa) 3 种灌溉方式及不施氮 (N0)、中氮 (MN, 240 kg/hm^2) 和高氮 (HN, 360 kg/hm^2) 3 种氮水平，研究不同水氮耦合处理对水稻产量、叶片叶绿素含量、叶面积指数、叶片氮含量、净光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ的潜在活性和最大光化学效率的影响。【**结果**】灌溉方式与施氮量存在显著的互作效应，轻度干湿交替灌溉增加了主要生育期叶片叶绿素含量、氮含量、净光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ的潜在活性和最大光化学效率，提高抽穗后群体叶面积指数，且与 MN 耦合后产量最高，为本试验最佳的水氮耦合运筹模式；重度干湿交替灌溉则显著降低主要生育期叶片叶绿素含量、叶片氮含量、叶面积指数、净光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ的潜在活性和最大光化学效率；在同一灌溉方式下，中氮处理提高叶片净光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ的潜在活性和最大光化学效率，有利于穗后叶片叶绿素含量及叶面积指数提高，重施氮肥反而降低叶片光合及荧光效率。水稻叶片叶面积指数、光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ潜在活力及最大光化学效率与产量均呈显著或极显著的正相关关系。水稻主要生育期光合性状指标的供氮效应均为正效应，轻度干湿交替灌溉下主要生育期叶片叶绿素含量、氮含量、净光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ的潜在活性和最大光化学效率的供水效应及耦合效应均为正效应，而重度干湿交替灌溉的控水及耦合效应则为负效应。【**结论**】轻度干湿交替灌溉耦合中氮处理水稻叶片净光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ的潜在活性和最大光化学效率提高，有利于穗后叶片叶绿素含量及叶面积指数形成，表明通过适宜的肥水调控发挥水氮耦合效应，可以创造良好的光合性状，提高水稻光合生产能力，从而促进水稻高产。

关键词: 水稻；干湿交替；水氮耦合；光合性状；叶绿素荧光

Coupling effect of wetting and drying alternative irrigation and nitrogen application rate on photosynthetic characteristics of rice leaves

XU Guo-wei[1,2], LU Da-ke[1], WANG He-zheng[1], CHEN Ming-can[1], LI You-jun[1]
(*1 Agricultural College, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China;*
2 Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China)

Abstract:【**Objectives**】Soil water potential and fertilizer nutrients are the two main factors affecting rice growth and development. Elucidation of their coupling effects on grain yield of rice (*Oryza sativa* L.) has enormous significance for high yielding and high efficiency in production. This study observed photosynthetic characteristics of *japonica* rice under different irrigation and nitrogen supply levels to help understanding the mechanism of suitable irrigation and nitrogen fertilization coupling in yield increase of rice.【**Methods**】A field experiment was conducted using a mid-season *japonica* rice cultivar Xindao 20 with three different nitrogen levels, including N0, MN (240 kg/hm^2) and HN (360 kg/hm^2), and three irrigation regimes, including submerged

收稿日期：2017–02–28　　**接受日期：**2017–05–22
基金项目：国家自然科学基金项目（U1304316）；河南省教育厅科学技术研究重点项目（13A210266）；江苏省作物栽培生理重点实验室开放基金（027388003K11009）；河南科技大学学科提升计划 A（13660002）资助。
作者简介：徐国伟（1978—），男，江苏建湖人，博士，副教授，主要从事作物栽培生理研究。E-mail：gwxu2007@163.com

irrigation (0 kPa), alternate wetting and moderate drying (–20 kPa), and alternate wetting and severe drying (–40 kPa) in 2014 and 2015. The effects of different water and nitrogen managements on rice yield, chlorophyll and nitrogen content in leaves, leaf area index, net photosynthetic rates, photosynthetic nitrogen utilization efficiencies(PNUE), potential activity and maximum photochemical efficiencies of PSⅡ at main growth stages were analyzed.【**Results**】There was a significant interaction between the irrigation regimes and the nitrogen applications, with a similar result in two years. The grain yield was the highest in the treatment of MN coupling with mild water stress due to improved seed filling rate and grain weight. The grain yield increased with alternate wetting and moderate drying, and decreased under the condition of severe drying significantly. Compared with the MN, the grain yield under the condition of HN treatment was decreased, but the difference was not significant, while water stress was severe, the yield of HN was decreased significantly, the result showed that heavy nitrogen fertilizer aggravated the soil drought, and reduced the effect of fertilizer regulation role. In the same nitrogen level, the chlorophyll contents, nitrogen contents, leaf area index, net photosynthetic rates, PNUE, potential activity and maximum photochemical efficiencies of PSⅡ at main growth stages were higher in the treatment of alternate wetting and moderate drying compared with the treatment of submerged irrigation, meanwhile LAI was also increased after the heading stage. The treatment of mild water stress and MN enhanced rice yield, being the best water-nitrogen coupling management model in this study. The opposite result was observed under the condition of alternate wetting and severe drying. In the same irrigation regime, the net photosynthetic rates, potential activity and maximum photochemical efficiencies of PSⅡ at main growth stages were higher under the condition of MN treatment, when compared with no nitrogen applied, meanwhile the chlorophyll contents and leaf area index were enhanced significantly. The opposite results were observed under the condition of HN treatment, which indicated that heavy nitrogen application decreased photosynthetic characteristic of leaves. The grain yield was positively correlated with leaf area index, net photosynthetic rate, PNUE, potential activity and maximum photochemical efficiency of PSⅡ at main growth stages. Positive effects were observed at nitrogen effect in photosynthetic characteristic at main growth stages, both water stress effect and interaction effect were positive under the condition of alternate wetting and moderate drying, while negative effect was observed under the condition of alternate wetting and severe drying.【**Conclusions**】The net photosynthetic rate, photosynthetic nitrogen utilization efficiency, potential activity and maximum photochemical efficiency of PSⅡ at main growth stages were higher in treatment of moderate drying and MN, meanwhile the chlorophyll content and leaf area index were also increased after the heading stage. These results suggested that a photosynthetic characteristic, increasing photosynthetic capacity through the appropriate regulation of water coupling with nitrogen application, would be much more beneficial to increasing grain yield of rice.

Key words: rice; wetting and drying alternative irrigation; water and nitrogen coupling; photosynthetic characteristic; chlorophyll fluorescence

水稻在中国具有重要的地位，是主要粮食作物[1]。目前以高投入为手段的栽培管理方式已成为提升我国粮食生产能力的重要途径[2–3]。过高的氮肥投入及不合理的灌溉方式已经给生态环境带来巨大的风险[3–5]。干湿交替灌溉是目前在生产中应用最为广泛的节水新技术，在我国和孟加拉国、印度、越南等东亚国家都得到了大面积推广与应用，取得了显著的效果[6–8]。水氮耦合是指水分和氮肥这两个因子融为一体，相互作用、共同影响作物生长发育、产量品质形成过程及氮肥利用效率的现象[9]。前人围绕水氮耦合对作物生长进行了广泛而又深入的研究，提出了“以肥调水、以水促肥”的观点，但较多集中在旱地作物上，而对干湿交替灌溉耦合施氮量下水稻生长缺乏深入研究。

作物产量的90%以上直接或间接来自光合同化物，光合作用是作物经济产量和生物产量形成的基础[10–11]。叶片作为光合作用的主要器官对作物产量的形成、作物的生长发育及光能的高效利用等方面起着十分重要的作用[12–13]。叶片的光合性能主要由光合面积大小、光合功能期长短及光合速率的高低决

定[14–15]。长期以来，国内外学者就土壤含水量、灌水方式、肥料形态、肥料使用量及施用方法等对作物光合作用的机理及其调控途径等方面做了大量工作[16–21]，但有关叶片光合性能与作物产量的关系，存在着不同的研究结论[14, 22–23]。剧成欣等[14]研究认为，水稻籽粒产量与全生育期总光合势、最大叶面积指数及抽穗期剑叶光合速率呈极显著正相关，而唐文邦等[22]研究 17 份水稻品种 (组合) 的光合速率、功能叶叶面积与产量构成因素的相关关系，认为功能叶的叶面积及光合速率与水稻千粒质量呈负相关，光合速率与单穗质量相关不显著。同时前人对水稻光合性能的研究较多集中在单因素效应上，有关双因子效应的研究仍然不够深入。本试验通过对水分的动态控制，研究整个生育期不同水氮条件对水稻光合特性的影响及其与产量之间的关系，以此探索水氮耦合机理，为水稻高产提供理论及科学依据。

1　材料和方法

1.1　材料与试验点概况

试验于 2014～2015 年在河南科技大学试验农场进行，供试品种为新稻 20。试验地气候属温带半湿润半干旱大陆性季风气候，年平均气温 12.1～14.6℃，年降水量 600 mm，年辐射量 491.5 kJ/cm^2，年日照时数 2300～2600 h，无霜期 215～219 d。采用防雨棚池栽方式，每个池长 9 m、宽 2.0 m、深 0.4 m。土培池土质为黏壤土，土壤含有机质 14.2 g/kg、碱解氮 75.3 mg/kg、有效磷 4.9 mg/kg、速效钾 120.9 mg/kg。

1.2　试验设计

采用灌水方式和氮肥水平两因素随机试验。设置 3 种土壤水势处理：全生育期浅水层灌溉 (对照，0 kPa，分蘖末期进行轻度搁田)；轻度水分胁迫 (水层→自然落干至土壤水势 –20 kPa→浅水层→自然落干至土壤水势 –20 kPa，活棵后如此循环)；重度水分胁迫 (水层→自然落干至土壤水势 –40 kPa→浅水层→自然落干至土壤水势 –40 kPa，活棵后如此循环)。土培池内安装真空表式负压计 (中国科学院南京土壤研究所生产) 监测土壤水势，将其陶土头底部置 15 cm 土层处。氮肥设 3 个水平，即不施氮肥，中氮 (normal nitrogen, MN, 240 kg/hm^2，以 N 计，下同) 和高氮 (high nitrogen, HN, 360 kg/hm^2)，氮肥运筹按照 4∶1∶5 于移栽前 1 d、移栽后 7 d 和穗分化期施用。各处理一致于移栽前施用过磷酸钙 (含 P_2O_5 13.5%) 300 kg/hm^2 和氯化钾 (含 K_2O 52%) 195 kg/hm^2。大田育秧，5 月 10 日播种，6 月 12 日移栽至土培池，10 月 20 日收获，株行距为 20 cm × 20 cm，每穴 2 苗，每个处理均重复 3 次。全生育期严格控制病虫草害。

1.3　测定项目与方法

1.3.1 水稻叶片叶绿素含量　分别于分蘖中期、穗分化期、抽穗期和成熟期，选择生长一致的水稻叶片 5 片 (抽穗前测定心叶以下 1 叶，抽穗后测定剑叶)，用丙酮、无水乙醇等量混合液提取法测定[24]。

1.3.2 水稻叶片氮含量　分别于分蘖中期、穗分化期、抽穗期和成熟期，选择生长一致的水稻叶片 5 片 (抽穗前测定心叶以下 1 叶，抽穗后测定剑叶)。采用 H_2SO_4–H_2O_2 消煮，凯氏法测全氮[24]。

1.3.3 水稻叶面积指数　分别于分蘖中期、穗分化期、抽穗期和成熟期，取各处理代表性植株 6 穴的所有绿叶，用叶面积测定仪测定叶面积，计算叶面积指数。

1.3.4 光合速率测定与光合氮素利用效率计算　分别于分蘖盛期和抽穗期 (抽穗前测定心叶以下 1 叶，抽穗后测定剑叶)，选取生长一致的叶片于晴天的 9：00～11：00 时测定净光合速率，用 LI-6400 光合测定仪 (美国 LI-COR 公司) 测定，每处理测定 10 张叶片，每次测定均为同一叶片的中部。

光合氮素利用效率=光合速率/单位面积叶片氮素含量[14]

1.3.5 荧光动力学参数　分别于分蘖盛期和抽穗期 (抽穗前测定心叶以下 1 叶，抽穗后测定剑叶)，选取生长一致的叶片于晴天的 9：00～11：00 时用英国 Hansatech 公司生产的 FMS2 脉冲调制式荧光仪测定光适应下最大荧光 (F_m)、光适应下的稳态荧光 (F_s) 和暗适应 30 min 后的最大荧光 (F_m)、初始荧光 (F_o)。计算 PSⅡ的潜在活性 (F_v/F_o) 和最大光化学效率 (F_v/F_m)。计算公式：$F_v/F_o = (F_m - F_o)/F_o$；$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$

1.3.6 产量及穗部性状考查　成熟期取各处理 2 个 5 穴用于考种，考查单位面积的穗数、每穗粒数、结实率和千粒质量。取 2 m^2 实收计产。

1.3.7 各因素效应的计算公式[25–26]

供氮效应 = [(土壤水分胁迫与氮肥处理 – 土壤水分胁迫与无氮肥处理) + (正常水分与氮肥处理 – 正常水分与无氮肥处理)]/2

控水效应 = [(土壤水分胁迫与氮肥处理 – 正常水分与氮肥处理) + (土壤水分胁迫与无氮肥处理 – 正常水分与无氮肥处理)]/2

耦合效应 = [(土壤水分胁迫与氮肥处理 – 正常水

分与无氮肥处理) – (正常水分与氮肥处理 – 正常水分与无氮肥处理) – (土壤水分胁迫与无氮肥处理 – 正常水分与无氮肥处理)]/2

1.4 数据处理与分析

用 SAS/STAT (version 6.12，SAS Institute，Cary，NC，USA) 进行数据方差分析，SigmaPlot 10.0 绘制图表。因两年的试验结果趋势一致，故本文光合性状主要取两年的平均值表示。

2 结果与分析

2.1 干湿交替灌溉与施氮量耦合对水稻产量及产量构成因素的影响

不同水氮耦合对水稻产量及产量构成的影响不一 (表 1)。在同一土壤水分条件下，随着施氮量的增加，水稻产量显著增加。中氮条件下新稻 20 的产量最高，继续增施氮肥并不能明显提高水稻产量，特别是重度水分胁迫下 HN 处理产量降低 15.3% (2014 年)，说明其加剧土壤干旱程度，抑制“以肥调水”的效果；在同一施氮量下，轻度水分胁迫则增加水稻产量，但与对照保持水层无明显性差异，而重度水分下水稻产量显著降低，平均降低 29.3% (2014 年)。从水氮耦合来看，适量施氮与轻度水分耦合下新稻 20 产量最高。

从产量构成因子上分析，在同一土壤水分条件下，随着施氮量的提高，单位面积穗数及每穗粒数 (重度水分胁迫除外) 明显增加，结实率则显著性降低，千粒重则在中氮下最高；在同一施氮量下，轻度水分胁迫显著增加结实率与千粒重，结实率增加了 3.4～4.4 个百分点 (2014 年)，千粒重平均增加 0.7 g (2014 年)，虽然轻度水分胁迫后单位面积穗数及粒数有所降低，但结实率、千粒重增加能够弥补穗粒数减少之失，因而产量有所增加；重度水分胁迫降低单位面积穗数、每穗粒数、结实率及千粒重，因而产量显著性下降，说明不同水分胁迫对水稻产量影响巨大。

表 1 干湿交替灌溉与施氮量耦合对水稻产量及产量构成因素的影响

Table 1 Rice yield and its components in whole growing period affected by irrigation mode and N rate combination

年代 Year	处理 Treatment	穗数 (No./m^2) No. of panicles	穗粒数 Spikelet per panicle	结实率 (%) Filled grain rate	千粒重 (g) 1000-grain weight	产量 (t/hm^2) Yield
2014	N0 (0 kPa)	256.7 d	123.3 bc	84.2 b	25.0 c	6.66 d
	N0 (–20 kPa)	252.7 d	118.0 c	87.6 a	25.7 b	6.71 d
	N0 (–40 kPa)	226.0 e	112.5 d	81.7 bc	24.8 c	51.50 f
	MN (0 kPa)	390.7 ab	131.0 a	77.9 d	25.6 b	10.21 ab
	MN (–20 kPa)	386.7 ab	126.1 ab	81.4 bc	26.3 a	10.44 a
	MN (–40 kPa)	356.0 c	116.3 c	76.2 d	25.1 c	7.92 c
	HN (0 kPa)	406.7 a	134.3 a	72.0 e	25.1 c	9.87 b
	HN (–20 kPa)	393.3 a	130.5 a	76.4 d	25.8 b	10.12 ab
	HN (–40 kPa)	364.0 c	102.9 e	65.1 f	24.7 c	6.02 e
2015	N0 (0 kPa)	225.5 f	140.0 bc	84.0 b	25.2 c	6.68 d
	N0 (–20 kPa)	221.7 f	137.0 c	86.2 a	25.9 b	6.77 d
	N0 (–40 kPa)	205.9 g	121.8 d	81.3 c	25.0 c	5.10 f
	MN (0 kPa)	363.3 ab	140.1 a	77.8 d	25.8 b	10.22 ab
	MN (–20 kPa)	357.2 bc	135.3 ab	81.6 c	26.5 a	10.45 a
	MN (–40 kPa)	325.3 e	123.0 d	76.1 d	25.3 c	7.72 c
	HN (0 kPa)	387.1 a	141.3 a	71.8 f	25.4 c	9.98 b
	HN (–20 kPa)	376.5 a	138.1 a	75.3 de	25.9 b	10.15 ab
	HN (–40 kPa)	355.0 d	113.7 e	64.2 g	24.5 d	6.34 e

注（Note）：N0—不施氮肥 No nitrogen applied; MN—N 240 kg/hm^2; HN—N 360 kg/hm^2; 处理项括号内数字代表水分胁迫程度 Digitals inside brackets in the treatment column represent water stress extent; 同列数据不同字母表示处理间在 0.05 水平上差异显著 Values within the same column followed by different letters are significantly different at $P < 0.05$ level.

2.2　干湿交替灌溉与施氮量耦合对水稻叶片叶绿素氮含量、氮含量及效应的影响

不同生育时期水稻叶片叶绿素含量明显不同(表 2)。随着水稻生长发育的进程，叶绿素含量先增加后降低，成熟期最低。在同一水分处理下，随着施氮量增加，叶片的叶绿素含量显著提高，如抽穗期，与不施氮肥对照相比，MN 和 HN 处理分别增加了 35.6% 和 52.5%；在同一氮肥水平下，与保持水层相比较，轻干湿交替灌溉叶绿素含量有所提高，但与对照无明显差异，而重干湿交替灌溉则显著降低叶绿素含量，如抽穗期，与对照保持水层相比，重干湿交替灌溉叶绿素含量分别较对照降低 13.9% (N0)、12.6% (MN) 及 13.2% (HN)；在水氮耦合条件下，HN(–20 kPa) 处理叶片叶绿素含量最高。不同生育期叶片氮含量 (表 3) 的变化与叶绿素含量变化趋于一致。

新稻 20 叶片叶绿素与氮含量的供氮效应均表现为正效应 (表 4、表 5)，并且随着施氮量的提高，供

表 2　不同灌溉模式与施氮量耦合水稻生育期叶片叶绿素含量 (mg/g)

Table 2　Chlorophyll content of rice leaves in the growing periods affected by combination of irrigation mode and nitrogen application rate

处理 Treatment	分蘖中期 Mid-tillering	穗分化期 Panicle initiation	抽穗期 Heading	成熟期 Maturity
N0 (0 kPa)	1.69 e	2.17 de	2.22 c	0.77 b
N0 (–20 kPa)	1.70 e	2.24 cd	2.26 c	0.78 b
N0 (–40 kPa)	1.56 f	2.02 f	1.84 d	0.43 c
MN (0 kPa)	2.01 c	2.37 c	2.61 b	1.04 a
MN (–20 kPa)	2.05 c	2.38 c	2.74 b	1.09 a
MN (–40 kPa)	1.86 d	2.19 d	2.28 c	0.69 b
HN (0 kPa)	2.49 a	2.79 a	3.02 a	1.12 a
HN (–20 kPa)	2.53 a	2.90 a	3.18 a	1.21 a
HN (–40 kPa)	2.34 b	2.61 b	2.62 b	0.71 b

注（Note）：N0—不施氮肥 No nitrogen applied; MN—N 240 kg/hm^2; HN—N 360 kg/hm^2; 处理项括号内数字代表水分胁迫程度 Digitals inside brackets in the treatment column represent water stress extent; 同列数据不同字母表示处理间在 0.05 水平上差异显著 Values within the same column followed by different letters are significantly different at $P < 0.05$.

表 3　不同灌溉模式与施氮量耦合水稻生育期叶片氮含量 (mg/kg)

Table 3　Chlorophyll content of rice leaves in the growing periods affected by combination of irrigation mode and nitrogen application rate

处理 Treatment	分蘖中期 Mid-tillering	穗分化期 Panicle initiation	抽穗期 Heading	成熟期 Maturity
N0 (0 kPa)	28.7 cd	18.3 d	28.6 de	8.0 c
N0 (–20 kPa)	29.0 c	18.3 d	27.2 e	8.3 c
N0 (–40 kPa)	27.8 d	16.9 e	22.8 f	6.5 d
MN (0 kPa)	30.3 b	22.5 b	33.3 b	10.0 ab
MN (–20 kPa)	30.4 b	22.9 b	33.2 b	10.3 a
MN (–40 kPa)	27.2 d	17.6 de	31.7 c	7.9 c
HN (0 kPa)	34.2 a	24.4 a	35.3 a	10.4 a
HN (–20 kPa)	34.6 a	25.2 a	35.6 a	10.8 a
HN (–40 kPa)	29.5 bc	19.3 c	29.9 d	9.6 b

注（Note）：N0—不施氮肥 No nitrogen applied; MN—N 240 kg/hm^2; HN—N 360 kg/hm^2; 处理项括号内数字代表水分胁迫程度 Digitals inside brackets in the treatment column represent water stress extent; 同列数据后不同字母表示在 0.05 水平上差异显著 Values followed by different letters in the same column indicate significant differences at $P < 0.05$ level.

表 4 干湿交替灌溉与施氮量耦合水稻生育期叶片叶绿素效应

Table 4 Chlorophyll contents of rice leaves in the whole growing period affected by combination of irrigation mode and nitrogen application rate

生育期 Growth stage	效应 Effect	MN		HN	
		–20 kPa	–40 kPa	–20 kPa	–40 kPa
分蘖中期 Mid-tilling	N	0.34 b	0.31 b	0.82 a	0.79 a
	WS	0.03 a	–0.14 b	0.02 a	–0.14 b
	N × WS	0.02 a	–0.01 b	0.01 a	–0.01 b
穗分化期 Panicle initiation	N	0.17 b	0.19 b	0.64 a	0.61 a
	WS	0.04 a	–0.17 b	0.09 a	–0.17 b
	N × WS	0.03 a	–0.02 b	0.02 a	–0.02 b
抽穗期 Heading	N	0.44 b	0.42 b	0.86 a	0.79 a
	WS	0.09 a	–0.36 b	0.10 a	–0.39 b
	N × WS	0.05 a	–0.03 b	0.06 a	–0.01 b
成熟期 Maturity	N	0.29 bc	0.27 c	0.39 a	0.32 b
	WS	0.03 a	–0.35 b	0.05 a	–0.38 b
	N × WS	0.02 ab	–0.01 c	0.04 a	–0.04 c

注（Note）：N—氮 Nitrogen; WS—水分胁迫 Water stress; MN—N 240 kg/hm^2; HN—N 360 kg/hm^2; –20、–40 kPa 表示水分胁迫程度 –20 and –40 kPa represent water stress extent; 同行数据后不同字母表示在 0.05 水平上差异显著 Values followed by different letters in the same row indicate significant differences at $P < 0.05$ level.

表 5 干湿交替灌溉与施氮量耦合水稻生育期叶片氮含量效应

Table 5 Nitrogen contents of leaves in the whole growing period affected by combination of irrigation mode and nitrogen application rate

生育期 Growth stage	效应 Effect	MN		HN	
		–20 kPa	–40 kPa	–20 kPa	–40 kPa
分蘖中期 Mid-tilling	N	1.50 b	0.50 b	5.55 a	3.60 a
	WS	0.20 a	–2.00 b	0.35 a	–2.80 b
	N × WS	0.10 a	–1.10 b	0.05 a	–1.90 b
穗分化期 Panicle initiation	N	2.40 b	2.45 b	6.50 a	4.25 a
	WS	0.20 a	–3.15 b	0.40 a	–3.25 b
	N × WS	0.20 a	–1.75 b	0.40 a	–1.85 b
抽穗期 Heading	N	5.35 b	5.80 b	7.55 a	6.90 a
	WS	0.75 a	–3.70 b	0.55 a	–5.60 b
	N × WS	0.65 a	–2.10 b	0.85 a	–0.20 b
成熟期 Maturity	N	2.00 b	1.70 b	2.45 a	2.75 a
	WS	0.30 a	–1.80 b	0.35 a	–1.15 b
	N × WS	0.04 a	–0.30 b	0.05 a	–0.35 b

注（Note）：N—氮 Nitrogen; WS—水分胁迫 Water stress; MN—N 240 kg/hm^2; HN—N 360 kg/hm^2; –20、–40 kPa 表示水分胁迫程度 –20 and –40 kPa represent water stress extent; 同行数据后不同字母表示在 0.05 水平上差异显著 Values followed by different letters in the same row indicate significant differences at $P < 0.05$ level.

氮效应显著增加，说明增施氮肥有助于水稻叶片氮及叶绿素含量的提高；轻度干湿交替灌溉的控水效应为正效应，说明其促进叶绿素及氮含量的增加，而重度干湿交替灌溉的控水效应则为负效应，说明

其抑制叶绿素的形成，降低叶片氮含量，不同的氮肥水平间表现一致；水氮耦合效应方面：轻度干湿交替灌溉表现为正效应，而重度干湿交替灌溉则整体表现为负效应，说明适宜的水氮耦合有利于叶片叶绿素含量的提高及氮含量的增加。

2.3　干湿交替灌溉与施氮量耦合对水稻叶面积指数（LAI）及耦合效应的影响

LAI 在不同生育时期存在一定的差异，由表 6 可知，总体呈先增加后降低的趋势，在抽穗期叶面积指数达到峰值，成熟期最小。在同一水分处理下，随着施氮量增加，水稻叶面积指数明显增大，如幼穗分化始期，与对照不施氮肥相比，MN 和 HN 处理分别较对照增加 117.2%、163.2%；在同一氮肥水平下，与保持水层相比较，轻干湿交替灌溉叶面积指数与对照无明显差异，而重干湿交替灌溉则显著降低叶面积指数，如抽穗期，与对照保持水层相比，重干湿交替灌溉 LAI 分别较对照降低 10.1% (N0)、19.4% (MN) 及 26.9% (HN)；在水氮耦合条件下，HN (–20 kPa) 处理幼穗分化后 LAI 最大。

新稻 20 叶面积指数的供氮效应均表现为正效应 (表 7)，并且随着施氮量的增加，供氮效应越明显，说明增施氮肥有助于地上部叶片的生长，提高地上部叶面积指数；重度干湿交替灌溉的控水效应则为负效应，说明其抑制地上部叶片的生长，不同的氮肥水平间表现一致，而轻度干湿交替灌溉的控水效应在不同氮肥处理间表现不一，在高氮处理下，轻度水分处理控水效应在幼穗分化后为正效应，说明适度水分胁迫能够塑造良好的株型；耦合效应方面：轻度干湿交替灌溉表现为正效应，而重度干湿交替灌溉则表现为负效应，说明适宜的水氮耦合有利于叶面积指数的提高。

2.4　干湿交替灌溉与施氮量耦合下水稻光合速率变化、光合氮素利用率及耦合效应分析

不同水氮处理对新稻 20 光合速率大小的影响不一 (图 1)。在同一氮肥水平下，轻度水分胁迫后新稻 20 光合速率有所增加，而重度水分胁迫则明显降低光合速率，平均降低 11.8% (分蘖盛期) 与 14.5% (抽穗期)；在同一灌水方式下，增施氮肥明显提高叶片光合速率。与 MN 处理相比，在保持水层及轻度水分胁迫下 HN 处理光合速率无明显差异，而在重度水分胁迫下，HN 处理叶片光合速率则明显降低，说明重度水分胁迫下过量施氮会降低叶片光合速率，两个时期保持一致。在水氮耦合条件下，轻度干湿交替灌溉耦合中氮处理叶片光合速率最高。

不同水氮处理对水稻光合氮素利用效率的影响不一 (图 2)。在同一氮肥水平下，轻度水分胁迫后新稻 20 光合氮素利用效率有所增加，平均增加 12.2% (分蘖盛期) 与 11.8% (抽穗期)，而重度水分胁迫后光合氮素利用率则有所降低；在同一灌水方式下，增施氮肥明显提高叶片光合氮素利用率。与 MN 处理相比，HN 处理叶片光合氮素利用率则有所降低，说明重施氮肥并不能显著提高光合氮素利用率，两个时期保持一致。在水氮耦合条件下，轻度干湿交替灌溉耦合中氮处理叶片光合氮素利用率最高。

表 6　水稻生育期干湿交替灌溉与施氮量耦合对叶面积指数的影响

Table 6　LAI of rice leaves in whole growing period affected by combination of irrigation mode and nitrogen application rate

处理 Treatment	分蘖中期 Mid-tillering	穗分化期 Panicle initiation	抽穗期 Heading	成熟期 Maturity
N0 (0 kPa)	0.85 f	2.21 d	5.25 d	0.72 c
N0 (–20 kPa)	0.71 f	2.11 d	5.11 d	0.80 c
N0 (–40 kPa)	0.60 g	1.86 e	4.72 e	0.66 c
MN (0 kPa)	2.23 bc	4.80 b	7.25 b	2.38 a
MN (–20 kPa)	2.10 cd	4.72 b	7.33 b	2.41 a
MN (–40 kPa)	1.92 de	3.92 c	5.91 c	1.98 b
HN (0 kPa)	2.64 a	6.42 a	7.82 a	2.54 a
HN (–20 kPa)	2.41 ab	6.31 a	8.02 a	2.66 a
HN (–40 kPa)	1.86 de	3.72 c	5.72 c	1.79 b

注（Note）：N0—不施氮肥 No nitrogen applied; MN—N 240 kg/hm^2; HN—N 360 kg/hm^2; 处理项括号内数字代表水分胁迫程度 Digitals inside brackets in the treatment column represent water stress extent; 同列数据后不同字母表示在 0.05 水平上差异显著 Values followed by different letters in the same column indicate significant differences at $P < 0.05$ level.

表 7 干湿交替灌溉与施氮量耦合水稻生育期叶面积指数效应

Table 7 LAI of rice leaves in whole growing period affected by combination of irrigation mode and N rate

生育期 Growth stage	效应 Effect	MN		HN	
		–20 kPa	–40 kPa	–20 kPa	–40 kPa
分蘖中期 Mid-tilling	N	1.39 b	1.35 b	1.75 a	1.53 b
	WS	–0.14 a	–0.28 b	–0.19 a	–0.52 c
	N × WS	0.01 a	–0.03 a	0.05 a	–0.27 b
穗分化期 Panicle initiation	N	2.60 b	2.33 b	4.21 a	2.98 b
	WS	–0.01 a	–0.58 b	0.01 a	–1.47 c
	N × WS	0.09 a	–0.23 b	0.11 a	–1.12 c
抽穗期 Heading	N	2.11 b	1.64 c	2.74 a	1.79 c
	WS	–0.03 a	–0.94 b	0.03 a	–1.32 c
	N × WS	0.11 a	–0.41 b	0.17 a	–0.79 c
成熟期 Maturity	N	1.64 ab	1.49 b	1.84 a	1.48 b
	WS	0.06 a	–0.23 b	0.10 a	–0.41 c
	N × WS	0.02 a	–0.17 b	0.02 a	–0.35 c

注（Note）：MN—N 240 kg/hm^2; HN—N 360 kg/hm^2; –20、–40 kPa 表示水分胁迫程度 –20 and –40 kPa represent water stress extent; 同行数据后不同字母表示在 0.05 水平上差异显著 Values followed by different letters in the same row indicate significant differences at $P < 0.05$ level.

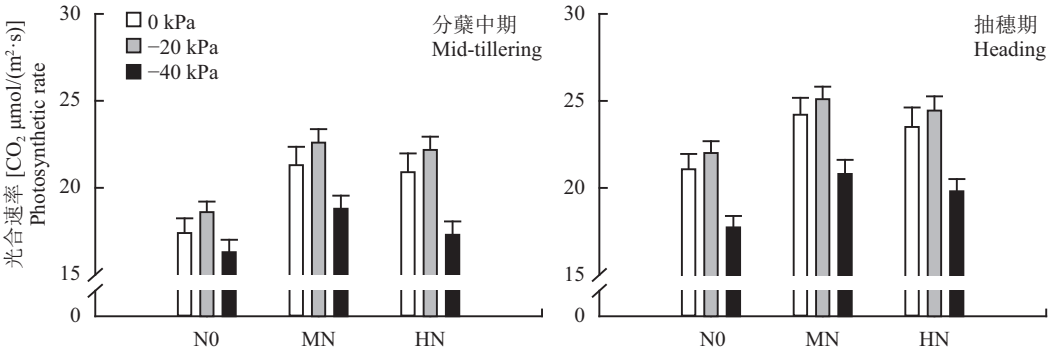

图 1 不同施氮量下干湿交替灌溉对水稻分蘖盛期及抽穗期光合速率的影响

Fig. 1 Effect of water and nitrogen coupling on leaf photosynthetic rates at the mid-tillering and heading stages

[注 (Note): MN—N 240 kg/hm^2; HN—N 360 kg/hm^2; –20、–40 kPa 表示水分胁迫程度 –20 and –40 kPa represent water stress extent.]

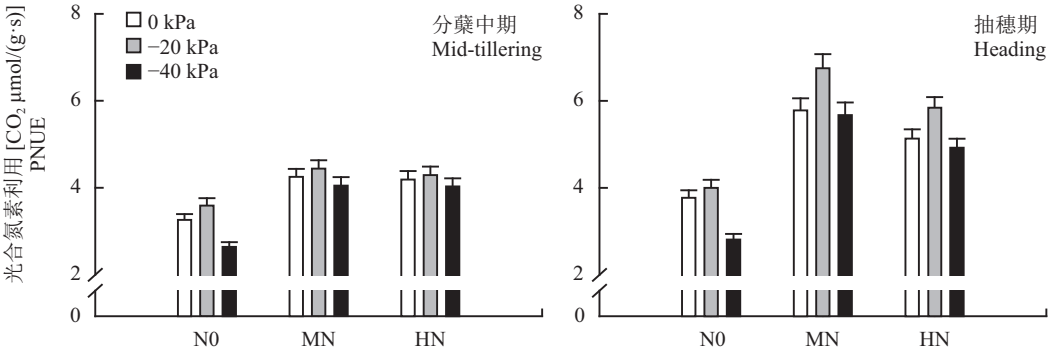

图 2 不同施氮量下干湿交替灌溉对水稻分蘖中期及抽穗期光合氮素利用效率的影响

Fig. 2 Leaf photosynthetic nitrogen utilization efficiencies (PNUE) at mid-tillering and heading stages under different irrigation mode and N rate

[注 (Note): MN—N 240 kg/hm^2; HN—N 360 kg/hm^2; –20、–40 kPa 表示水分胁迫程度 –20 and –40 kPa represent water stress extent.]

由表 8 分析可知，新稻 20 光合速率的供氮效应表现为正效应，说明施用氮肥可以提高叶片净光合，进一步观察发现：与 MN 处理相比，HN 处理下叶片的光合速率的供氮效应较低，如：抽穗期叶片的光合速率在高氮下的供氮效应仅为中氮处理的 77.9% (–20 kPa) 及 72.6% (–40 kPa)，说明重施氮肥并不能显著的增加叶片的光合速率；轻度干湿交替灌溉控水效应为正效应，说明其促进叶片的光合速率的增加，而重度干湿交替灌溉的控水效应则为负效应，说明其抑制叶片光合速率的提高，不同的氮肥水平间表现一致；耦合效应方面：轻度干湿交替灌溉表现为正效应，而重度干湿交替灌溉则表现为负效应，说明适宜的水氮耦合能够促进新稻 20 光合速率的提高。

2.5　干湿交替灌溉与施氮量耦合对水稻叶片潜在活力 (F_v/F_o) 及最大光学效率 (F_v/F_m) 的影响

在同一氮肥水平下 (图 3)，轻度水分胁迫后新稻 20 叶片 PSⅡ潜在活力 (F_v/F_o) 有所增加，而重度水分胁迫则明显降低叶片潜在活力，平均降低 13.3% (分蘖盛期) 与 5.2% (抽穗期)；在同一灌水方式下，

表 8　干湿交替灌溉与施氮量耦合对水稻光合效应的影响

Table 8　Wetting and drying alternative irrigation coupling with nitrogen application on photosynthetic

生育期 Growth stage	效应 Effect	MN		HN	
		–20 kPa	–40 kPa	–20 kPa	–40 kPa
分蘖中期 Mid-tillering	N	3.95 a	3.20 a	3.55 a	2.25 b
	WS	1.25 a	–1.80 b	1.25 a	–2.35 b
	N × WS	0.05 a	–0.70 b	0.05 a	–1.25 b
抽穗期 Heading	N	3.17 a	3.10 a	2.47 b	2.25 b
	WS	0.97 a	–3.37 b	0.97 a	–3.52 b
	N × WS	0.03 a	–0.03 b	0.03 a	–0.18 c

注（Note）：MN—N 240 kg/hm^2; HN—N 360 kg/hm^2; –20、–40 kPa 表示水分胁迫程度 –20 and –40 kPa represent water stress extent; 同行数据后不同字母表示在 0.05 水平上差异显著 Values followed by different letters in the same row indicate significant differences at $P < 0.05$ level.

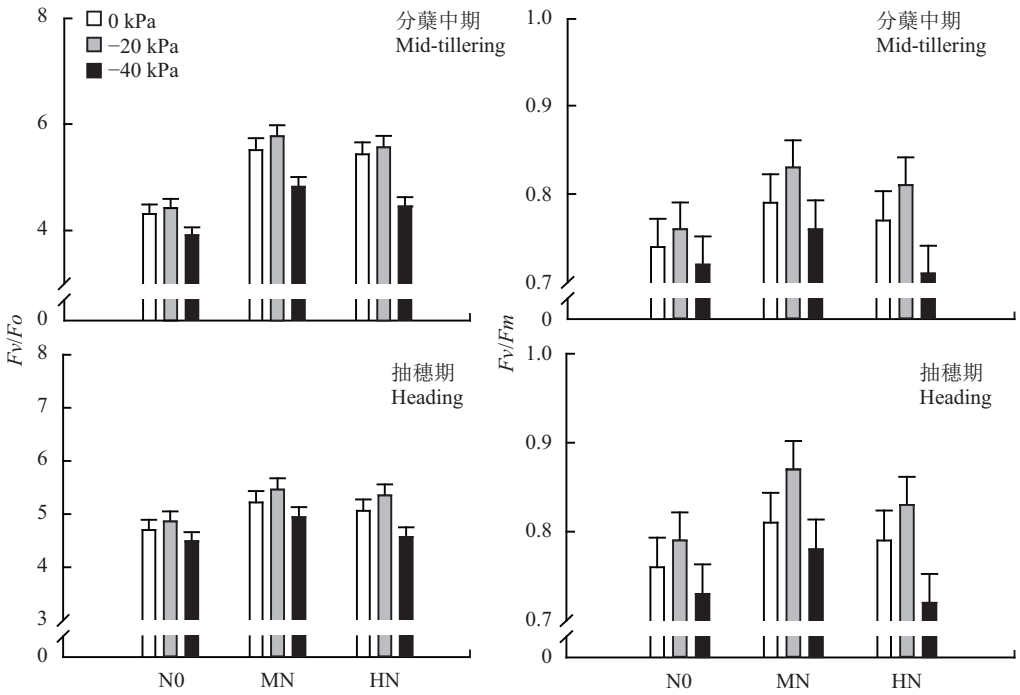

图 3　不同施氮量下干湿交替灌溉对叶片 Fv/F_o、F_v/F_m 的影响

Fig. 3　Fv/F_o and Fv/F_m affected by irrigation mode and N rate combination

[注 (Note): MN—N 240 kg/hm^2; HN—N 360 kg/hm^2; –20、–40 kPa 表示水分胁迫程度 –20 and –40 kPa represent water stress extent.]

增施氮肥明显提高叶片PSⅡ潜在活力。与MN处理相比，在保持水层及轻度水分胁迫下HN处理PSⅡ潜在活力无明显差异，而在重度水分胁迫下，HN处理叶片潜在活力则明显降低，分别降低7.7% (分蘖盛期) 与7.5% (抽穗期)，说明重度水分胁迫下过量施氮会降低PSⅡ潜在活力，两个时期保持一致。在水氮耦合条件下，轻度干湿交替灌溉耦合中氮处理PSⅡ潜在活力最高。

由图3可知，在同一氮肥水平下，与保持水层灌溉相比，轻度水分胁迫下可以促进最大光化学效率的提高，如在分蘖中期，与保持水层相比，轻度水分胁迫下叶片 F_v/F_m 升高了2.70%～5.19%，而重度水分胁迫下 F_v/F_m 降低，高氮条件下降低幅度较大，达到了7.79%，两个时期表现一致；在同一灌溉方式下，增施氮肥明显提高叶片最大光化学效率。与MN处理相比，在保持水层及轻度水分胁迫下HN处理最大光化学效率无明显差异，而在重度水分胁迫下，HN处理叶片最大光化学效率则明显降低，分别降低6.58% (分蘖中期) 与7.69% (抽穗期)，说明重度水分胁迫下过量施氮会降低叶片最大光化学效率，两个时期保持一致。在水氮耦合条件下，轻度干湿交替灌溉耦合中氮处理叶片最大光化学效率最高。

由表9可知，新稻20 PSⅡ潜在活力及最大光化学效率的供氮效应均表现为正效应，说明施用氮肥可以提高叶片光化学效率及活力，重施氮肥后叶片的光化学效率的供氮效应反而降低，如抽穗期 F_v/F_0 在高氮下的供氮效应仅为中氮处理的75.0% (–20 kPa) 及44.9% (–40 kPa)，说明重施氮肥并不能显著的增加光化学效率及PSⅡ潜在活力。轻度干湿交替灌溉控水效应为正效应，说明其促进叶片光化学效率的增加及PSⅡ潜在活力提高，而重度干湿交替灌溉的控水效应则为负效应，说明其抑制光化学效率的提高及PSⅡ潜在活力的增加，不同的氮肥水平间表现一致。在耦合效应方面，轻度干湿交替灌溉表现为正效应，而重度干湿交替灌溉则表现为负效应，说明适宜的水氮耦合能够促进新稻20 PSⅡ潜在活力及光化学效率的提高。

2.6 叶片光合性状与产量的相关性

水稻叶片光合性状 (叶绿素含量、叶片氮含量、LAI、光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ潜在活力及最大光化学效率) 与产量存在一定的相关关系 (表10)。叶片叶面积指数、光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ潜在活力及最大光化学效率与产量均呈显著或极显著的正相关关系 (r = 0.685*～0.975**)，说明提高叶片光合性能有利于增加水稻产量。

表9 全生育期水氮耦合对水稻叶片叶绿素荧光效应的影响

Table 9 Fv/F_0 in whole growing period under different irrigation mode and nitrogen rate combination

项目 Item	生育期 Growth stage	效应 Effect	MN		HN	
			–20 kPa	–40 kPa	–20 kPa	–40 kPa
F_v/F_o	分蘖中期 Mid-tillering	N	1.28 a	1.06 b	1.13 ab	0.83 c
		WS	0.19 a	–0.54 b	0.12 a	–0.69 b
		N × WS	0.07 a	–0.15 b	0.01 a	–0.29 b
	抽穗期 Heading	N	0.56 a	0.49 a	0.42 a	0.22 b
		WS	0.20 a	–0.25 b	0.23 a	–0.35 b
		N × WS	0.04 a	–0.03 b	0.06 a	–0.14 c
F_v/F_m	分蘖中期 Mid-tillering	N	0.07 a	0.05 ab	0.04 b	0.01 c
		WS	0.03 a	–0.03 b	0.03 a	–0.04 b
		N × WS	0.01 a	–0.01 b	0.01 a	–0.02 b
	抽穗期 Heading	N	0.04 a	0.03 a	0.01 b	0.01 b
		WS	0.04 a	–0.04 b	0.03 a	–0.06 b
		N × WS	0.02 a	–0.01 b	0.01 a	–0.01 b

注（Note）：MN—N 240 kg/hm²; HN—N 360 kg/hm²; –20、–40 kPa 表示水分胁迫程度 –20 and –40 kPa represent water stress extent; 同行数据后不同字母表示在0.05水平上差异显著 Values followed by different letters in the same row indicate significant differences at $P < 0.05$ level.

表 10　不同生育期叶片光合性状与产量的相关关系（*r*）

Table 10　Correlation coefficients of yield with leaf photosynthetic characteristics at different growth stages

光合性状 Pn characteristics	分蘖中期 Mid-tillering	穗分化始期 Panicle initiation	抽穗期 Heading	成熟期 Maturity
叶绿素含量 Chl. content	0.357	0.336	0.631	0.862**
叶片氮含量 Leaf N content	0.072	0.080	0.417	0.450
叶面积指数 LAI	0.685*	0.734*	0.890**	0.767**
光合速率 P_n	0.889*	–	0.953**	–
光合氮素利用率 PNUE	0.790*	–	0.897**	–
PSⅡ潜在活力 F_v/F_o	0.975**	–	0.915**	–
最大光化学效率 F_v/F_m	0.821**	–	0.756*	–

注（Note）：“–”表示未测定 No data available; *– $P < 0.05$; **– $P < 0.01$.

3　讨论

3.1　干湿交替灌溉与施氮量耦合对水稻光合性能的影响

作物光合生产力的大小主要取决于光合功能期长短及光合速率的高低[14−15]，促进光合生产力的提高，有利于光能的高效利用，作物光合性能的高低与地上部生长发育的关系一直是研究的热点。干湿交替灌溉与施氮量耦合下水稻光合性能有何变化？水氮之间是否耦合及耦合效应怎样？前人对此研究较少。本研究结果表明，主要生育期轻度干湿交替灌溉下水稻光合源 (叶面积、叶片氮及叶绿素含量等) 与保持水层相比差异较小，但光合质 (叶片光合速率、光合氮素利用率、叶绿素荧光参数等) 得到明显的改善，提高了花后光合生产能力，最终表现为结实率及千粒重的明显提高。究其原因可能与土壤含氧量有关。轻度干湿交替灌溉下土壤通透性得到改善，根际氧气浓度增加，能够降低还原性有毒物质对根系细胞的伤害程度，有利于根系的生长及功能的改善[27]，轻度干湿交替灌溉能够促进根系向下层土壤生长，提高根系吸收及同化养分的能力，有利于地上部的生长发育，同时根系合成的细胞分裂素 (Z + ZR) 增加，可以促进水稻籽粒胚乳等细胞的分裂，并延缓植株的衰老，提升叶片的光合性能[28]。相关分析也表明，水稻叶片光合速率、PSⅡ潜在活力及最大光化学效率与产量均呈显著或极显著的正相关关系，说明产量的提高伴随着光合质的加强。

本试验表明，重度干湿交替灌溉后水稻叶片叶绿素含量、群体叶面积指数降低，叶片光合速率、PSⅡ潜在活力及最大光化学效率明显减弱，说明水稻生长长期处于水分胁迫中，细胞形态及功能受到一定的损伤，影响叶片功能的维持；另外地上部分提供根系生长和建成的光合产物较少，生育后期根系较早衰老，抑制其吸收养分及水分的能力，不利于产量的形成[29]。可见适度的干湿交替灌溉能够提高光合性能，塑造良好的群体、提升花后物质生产能力，有利于产量的形成，而重度干旱胁迫则降低“以肥调水”的作用，抑制叶片光合生产能力，不利于产量的形成。

本研究表明，轻度水分胁迫下进一步增施氮肥 (N 360 kg/hm^2)，水稻成熟前叶片叶绿素含量及群体叶面积指数均显著性增加，但叶片光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ潜在活力及最大光化学效率则有所减少 (特别是重度水分胁迫条件下)，说明光合质并没有得到明显改善。叶绿素是参与光能吸收、传递和转化的重要色素，叶片的光合速率与叶绿素含量有密切的关系[30]。高氮下水稻吸收的光能远远超过了生理代谢的需求，叶片叶绿素含量存在“冗余”现象[31]；同时由于群体较大，光不易透射过下部叶片，抑制底层叶片的光能吸收，PSⅡ潜在活性及光合电子传递速率下降，最终群体光合反而降低。中等氮肥下 (N 260 kg/hm^2) 叶片叶绿素含量对光吸收少，光更容易透射过叶片，植株中下部透光率增加，群体中下部光合有效辐射空间分布改善，这将增加低层叶片的光吸收，提高 PSⅡ潜在活性及光合电子传递速率，有利于群体光合。另外适当降低叶片叶绿素含量，将有助于减少叶片氮素在合成叶绿素过程中的消耗，增加影响光合速率的关键限制性因子的合成 (如 Rubisco 酶等)，最终提高叶片光合速率[31]。相关分析也表明，成熟前叶片叶绿素含量与产量无线性相关，说明产量的提高需要适宜的光合源及良好的光合质。

3.2 干湿交替灌溉与施氮量耦合对水稻光合性能的影响

水分和氮素是作物生长发育的两个重要因素，合理的水氮管理有利于作物高产和资源的高效利用。前人对水肥耦合进行了广泛而又深入探究，提出了“以肥调水、以水促肥”的观点，关于耦合效应的分析一般采用回归旋转组合及 F 值方差等方法进行分析，评价各试验因子效应的有无[32–34]。本研究通过各因素效应公式计算出各因子大小，从直观上反映各因素效应的有无及效应的高低。本研究表明，叶片叶绿素含量、光合速率、PSⅡ潜在活力及最大光化学效率的供氮效应为正效应，证明了增施氮肥有利于光合源及光合质的改善，但重施氮肥 (N 360 kg/hm^2) 后叶片净光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ潜在活力及最大光化学效率的供氮效应反而降低，证明过量施肥并不能显著提高光合质，这可能是由于根系周围 NH_4^+浓度较高，使光合磷酸化、氧化磷酸化解偶联，并能抑制光合作用水的光解，对根系产生一定的毒害作用[35]。轻度干湿交替灌溉叶片叶绿素含量、光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ潜在活力及最大光化学效率控水效应为正效应，而重度干湿交替灌溉的控水效应则为负效应，说明适宜的水分控制能够改善光合质，过度的水分胁迫则降低光合生产力，不利于产量的形成。轻度干湿交替灌溉耦合中氮处理叶片净光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ潜在活力及最大光化学效率耦合效应最佳，说明轻度干湿交替灌溉和中氮相互作用产生正效应，有利于叶片光合能力的提高，进一步观察发现，重施氮肥后通过轻度干湿交替灌溉能提高光合质，说明氮肥起到部分的“以肥调水”的作用，而重度干湿交替下施用氮肥耦合效应为负值，说明其加剧土壤干旱胁迫程度，降低叶片的光合生产力。这提示我们在生产实践中，通过轻度干湿交替灌溉耦合中氮 (N 240 kg/hm^2) 调控，创造良好的群体生长环境，促进花后光合生产力的提高，将有利于水稻产量的提高及光能的高效利用。

4 结论

水稻产量及光合性状在不同水氮耦合处理间存在明显差异。中氮（N 240 kg/hm^2）条件下，轻度干湿交替灌溉（–20 kPa）具有适宜的光合源，叶片光合速率、光合氮素利用率、PSⅡ潜在活力及最大光化学效率较高的特点。重度干湿交替灌溉（–40 kPa）则降低光合源及光合质，降低“以肥调水”的效果。水稻籽粒产量与主要生育期水稻光合源呈显著或极显著正相关，而成熟前叶片叶绿素含量与水稻产量无线性相关，表明通过适宜的水氮耦合提高叶片光合生产能力，创造适宜的生长群体，将有利于籽粒增产及光能利用。

参 考 文 献：

[1] Peng S B, Tang Q Y, Zou Y B. Current status and challenges of rice production in China[J]. Plant Production Science, 2009, 12(1): 3–8.

[2] 李红莉, 张卫峰, 张福锁, 等. 中国主要粮食作物化肥施用量与效率变化分析[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(5): 1136–1143.
Li H L, Zhang W F, Zhang F S, *et al*. Chemical fertilizer use and efficiency changes of main grain crops in China[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2010, 16(5): 1136–1143.

[3] 朱兆良, 金继运. 保障我国粮食安全的肥料问题[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(2): 259–273.
Zhu Z L, Jin X Y. Fertilizer use and food security in China[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2013, 19(2): 259–273.

[4] Cassman K G, Dobermann A, Waiters D T. Meeting cereal demand while protecting natural resources and improving environmental quality[J]. Annual Review of Environmental and Resource, 2003, 28: 315–358.

[5] Tilman D K, Cassman K G, Matson P A. Agricultural sustainability and intensive production practices[J]. Nature, 2002, 418: 671–678.

[6] 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.
Chu G, Zhan M F, Zhu K Y, *et al*. Effect of alternative wetting and drying irrigation on yield and water use efficiency of rice[J]. Acta Agronomica Sinica, 2016, 42(7): 1026–1036.

[7] Lampayan R, Rejesus R, Singleton G, *et al*. Adoption and economics of alternate wetting and drying water management for irrigated lowland rice[J]. Field Crops Research, 2015, 170: 95–108.

[8] Zhang H, Xue Y, Wang Z, *et al*. An alternate wetting and moderate soil drying regime improves root and shoot growth in rice[J]. Crop Science, 2009, 49: 2246–2260.

[9] 姚锋先. 不同水氮管理对水稻生长和水氮效率影响的生理机制研究[D]. 武汉: 华中农业大学博士学位论文, 2011.
Yao F X. Studies on physiological mechanism of rice growth and water-and nitrogen-use efficiency under different water and nitrogen regimes[D]. Wuhan: PhD Dissertation of Huazhong Agriculture University, 2011.

[10] Venkateswarlu B, Visperas R M. Source-sink relationships in crop plant[J]. Rice, 1987, 125: 1–19.

[11] 赵黎明, 李明, 郑殿峰, 等. 水稻光合作用研究进展及其影响因素分析[J]. 北方水稻, 2014, 44(5): 66–71.
Zhao L M, Li M, Zheng D F, *et al*. Analysis of the factors and their effect on photosynthesis of rice[J]. North Rice, 2014, 44(5): 66–71.

[12] 李敏, 张洪程, 杨雄, 等. 高产氮高效型粳稻品种的叶片光合及衰老特性研究[J]. 中国水稻科学, 2013, 27(2): 168–176.
Li M, Zhang H C, Yang X, *et al*. Leaf photosynthesis and senescence characteristics of japonica rice cultivars with high yield and high N-efficiency[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2013, 27(2): 168–176.

[13] 凌启鸿. 作物群体质量[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2005: 77–85.
Ling Q H. Crop population quality [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2005: 77–85.

[14] 剧成欣, 陶进, 钱希旸, 等. 不同年代中籼水稻品种的叶片光合性状[J]. 作物学报, 2016, 42(3): 415–426.
Ju C X, Tao J, Qian X Y, *et al*. Leaf photosynthetic characteristics of mid-season indica rice varieties applied at different decades[J]. Acta Agronomica Sinica, 2016, 42(3): 415–426.

[15] Long S P, Zhu X, Naidu S L, *et al*. Can improvement in photosynthesis increase crop yields?[J]. Plant Cell Environment, 2006, 29: 315–330.

[16] Gu J F, Yin X Y, Tjeerd J S, *et al*. Physiological basis of genetic variation in leaf photosynthesis among rice (*Oryza sativa* L.) introgression lines under drought and well-watered conditions[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63: 5137–5153.

[17] 吕丽华, 赵明, 赵久然, 等. 不同施氮量下夏玉米冠层结构及光合特性的变化[J]. 中国农业科学, 2008, 41(9): 2624–2632.
Lv L H, Zhao M, Zhao J R, *et al*. Canopy structure and photosynthesis of summer maize under nitrogen fertilizer application rates[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(9): 2624–2632.

[18] 李瑞, 文涛, 唐艳萍, 等. 遮阴对大豆幼苗光合和荧光特性的影响[J]. 草业学报, 2014, 23(3): 198–206.
Li R, Wen T, Tang Y P, *et al*. Effect of shading on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of soybean[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2014, 23(3): 198–206.

[19] 孙位, 潘远智, 覃琳岚. GA_3和CEPA对香水百合开花期光合生理和抗氧化酶活性的影响及其花期响应研究[J]. 草业学报, 2015, 24(8): 73–84.
Sun W, Pan Y Z, Tan L L. Effects of GA_3 and CEPA on photosynthetic characteristics and antioxidant enzymes in the flowering phase and the flowering response of *Lilium casa blanca*[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(8): 73–84.

[20] Ort D R, Zhu X G, Melis A. Optimizing antenna size to maximize photosynthetic efficiency[J]. Plant Physiology, 2011, 155: 79–85.

[21] Murchie E H, Niyogi K K. Manipulation of photoprotection to improve plant photosynthesis[J]. Plant Physiology, 2011, 155: 86–92.

[22] 唐文邦, 陈立云, 肖应辉, 等. 水稻功能叶形态及光合速率与产量构成因素的相关研究[J]. 湖南农业科学, 2004, (2): 29–31.
Tang W B, Chen L Y, Xiao Y H, *et al*. Relations of photosynthetic ability and functional leaves features to rice yield and yield components[J]. Hunan Agricultural Sciences, 2004, (2): 29–31.

[23] 陈悦, 袁隆平, 王学华, 等. 超级杂交水稻谷粒产量与叶光合速率的关系[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2007, 33(3): 235–243.
Chen Y, Yuan L P, Wang X H, *et al*. Relationship between grain yield and leaf photosynthetic rate in super hybrid rice[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2007, 33(3): 235–243.

[24] 李合生. 植物生理生化试验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 125–127
Li H S. The experiment principle and technique on plant physiology and biochemistry [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 125–127.

[25] 樊小林, 史正军, 吴平. 水肥 (氮) 对水稻根构型参数的影响及其基因型差异[J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2002, 30(2): 1–5.
Fan X L, Shi Z J, Wu P. Effects of nitrogen fertilizer on parameters of rice (*Oryza sativa* L.) root architecture and their genotypic difference[J]. Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry (Natural Science Edition), 2002, 30(2): 1–5.

[26] 陈新红. 土壤水分与氮素对水稻产量和品质的影响及其生理机制[D]. 扬州: 扬州大学博士学位论文, 2004.
Chen X H. Effects of soil moisture and nitrogen nutrient on grain yield and quality of rice and their physiological mechanism [D]. Yangzhou: PhD Dissertation of Yangzhou University, 2004.

[27] 王丹英, 韩勃, 章秀福, 等. 水稻根际含氧量对根系生长的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(5): 803–808.
Wang D Y, Han B, Zhang X F, *et al*. Influence of rhizosphere oxygen concentration on rice root growth[J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(5): 803–808.

[28] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, *et al*. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling[J]. Plant Physiology, 2001, 127: 315–323.

[29] Cabangon R J, Tuong T P, Castillo E G, *et al*. Effect of irrigation method and N-fertilizer management on rice yield, water productivity and nutrient-use efficiencies in typical lowland rice conditions in China[J]. Paddy Water Environment, 2004, 2: 195–206.

[30] 崔海岩, 勒立斌, 李波, 等. 大田遮阴对夏玉米光合特性和叶黄素循环的影响[J]. 作物学报, 2013, 39(3): 478–485.
Cui H Y, Le L B, Li B, *et al*. Effects of shading on photosynthetic characteristics and xanthophyll cycle of summer maize in the field[J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(3): 478–485.

[31] 顾骏飞, 周振翔, 李志康, 等. 水稻低叶绿素含量突变对光合作用及产量的影响[J]. 作物学报, 2016, 42(4): 551–560.
Gu J F, Zhou Z X, Li Z K, *et al*. Effects of the mutant with low chlorophyll content on photosynthesis and yield in rice[J]. Acta Agronomica Sinica, 2016, 42(4): 551–560.

[32] Sandhua S S, Mahalb S S, Vashistb K K, *et al*. Crop and water productivity of bed transplanted rice as influenced by various levels of nitrogen and irrigation in northwest India[J]. Agricultural Water Management, 2012, 104: 32–39.

[33] Sun Y 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.

[34] Li Y J, Chen X, Shamsi I H, *et al*. Effects of irrigation patterns and nitrogen fertilization on rice yield and microbial community structure in paddy soil[J]. Pedosphere, 2012, 22(5): 661–672.

[35] 徐国伟, 李帅, 赵永芳, 等. 秸秆还田与施氮对水稻根系分泌物及氮素利用的影响[J]. 草业学报, 2014, 23(2): 140–146.
Xu G W, Li S, Zhao Y F, *et al*. Effects of straw and nitrogen fertilizer application on root secretion and nitrogen utilization of rice[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2014, 23(2): 140–146.