

# 主要节水灌溉方式对水稻根系形态生理的影响

李婷婷 冯钰枫 朱安 黄健 汪浩 李思宇 刘昆 彭如梦 张宏路 刘立军\*

(扬州大学 江苏省作物遗传生理重点实验室/江苏省作物栽培生理重点实验室/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏 扬州 225009; \*通讯联系人, E-mail: ljliu@yzu.edu.cn)

## Effects of Main Water-saving Irrigation Methods on Morphological and Physiological Traits of Rice Roots

LI Tingting, FENG Yufeng, ZHU An, HUANG Jian, WANG Hao, LI Siyu, LIU Kun, PENG Rumeng, ZHANG Honglu, LIU Lijun\*

(*Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Jiangsu Key Laboratory of Crop Cultivation and Physiology/Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; \*Corresponding author, E-mail: ljliu@yzu.edu.cn*)

**Abstract:** Rice is the most water-consuming crop. The development of water-saving cultivation is of great significance for efficient utilization of water and alleviation of water shortage in China. Roots are an important part of rice plants and involved in acquisition of nutrients and water, synthesis of plant hormones, organic acids and amino acids. Water management methods could exert an influence on root growth and development directly or indirectly, as well as the growth and development of above-ground part of plants and yield formation of rice. We reviewed the effects of main water-saving irrigation methods, including alternate wetting and drying irrigation, controlled irrigation and dry cultivation, on the morphological and physiological characteristics of rice roots. We also put forward some research priorities on the effect of water-saving irrigation on rice roots in the future to lay a theoretical basis for improving the morphological and physiological characteristics of rice roots, high yielding and water saving in rice cultivation.

**Key words:** rice; water-saving irrigation; root system; morphological and physiological traits

**摘要:** 水稻是耗水第一大作物。发展节水栽培对稻田水分高效利用和缓解我国水资源短缺具有重要意义。水稻根系是吸收水分和养分的重要器官,也是多种激素、氨基酸和有机酸合成的重要部位。水分管理措施的改变会直接或间接引起根系生长发育发生改变,从而影响水稻地上部生长发育和产量形成。本文综述了干湿交替灌溉、控制灌溉和覆盖旱种对水稻根系形态和生理特性的影响,提出了今后节水灌溉下水稻根系的研究重点,以期为改善水稻根系形态生理和高产节水栽培提供理论依据。

**关键词:** 水稻; 节水灌溉; 根系; 形态生理

中图分类号: S511.01; S511.071

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2019)04-0293-10

水稻是我国最重要的粮食作物,我国约有 65% 的人口以稻米为主食<sup>[1-2]</sup>。水稻也是我国耗水第一大作物,用水量占农业用水的 70%,消耗约 50% 的全国总用水量<sup>[3]</sup>。我国在水资源缺乏的同时稻田灌溉水的利用率也极低,仅为 40% 左右,水资源浪费严重<sup>[4-5]</sup>。因此,国内外科学工作者们研究开发了多种节水灌溉技术如干湿交替灌溉技术、控制灌溉技术、覆盖旱种等并成功应用于水稻生产实践中<sup>[6-7]</sup>。这些节水灌溉方式可以在满足水稻对水分基本需

求的同时,保证最终产量的形成。

水稻根系不仅是吸收水分和养分的重要器官,也是多种激素、氨基酸和有机酸合成的重要部位,其生长情况与水稻产量和地上部生长发育直接相关<sup>[8]</sup>。根系在土壤中的分布状况还与植株地上部叶片、叶角生长情况相关,当根系在土壤中下扎较深且多纵向分布时,水稻植株叶角较小,叶片趋于直立,有利于改善群体通风、透光性,增加群体光合作用,从而提高水稻产量,尤以在群体叶面积指数

收稿日期: 2018-10-23; 修改稿收到日期: 2019-02-22。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31671614); 江苏省第十四批“六大人才高峰”高层次人才项目(NY-105); 江苏省农业科技自主创新资金资助项目[cx(18)3007]; 江苏高校优势学科建设工程资助项目。

较大的情况下增产的效果更为显著<sup>[9]</sup>。许乃霞<sup>[10]</sup>观察到,水稻根系生理活性的提高可以通过增强叶片中超氧化物酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性,提高叶片叶绿素含量、叶片净光合速率,降低丙二醛含量,从而减缓抽穗后地上部功能叶衰老和叶绿素含量下降速度,使抽穗后水稻功能叶捕获光能的能力增强,从而形成较高光合能力的水稻群体,最终获得高产。水稻高产依赖于地上和地下部协调发展,较高的根系生理活性可以提高根系吸收水分、养分的能力,从而为地上部生长提供更多的养分,进而促进植株地上部分的生长发育;同时地上部分又为地下部分根系生长提供了充足的光合同化物,促进根系的生长<sup>[11]</sup>。以往较多研究表明,大部分节水灌溉技术可以通过提高根系活力和剑叶光合速率,改善根系构型、冠层结构和群体质量,从而提高水稻产量<sup>[12-13]</sup>,但也有些节水灌溉技术如覆膜旱种,会导致生育末期根系干物质过多积累,剑叶早衰,造成籽粒充实不充分,粒重下降,不利于产量形成<sup>[14]</sup>。因此,节水灌溉方式对水稻根系生长发育会造成影响,最终影响水稻产量。在目前水稻生产中,应用较为广泛且具有代表性的节水灌溉方式主要有干湿交替灌溉、控制灌溉和覆盖旱种等方式。本文主要综述了上述三种节水灌溉方式对水稻根系形态、生理特性和产量的影响,提出了今后节水灌溉下根系的研究重点,以期改善水稻根系形态生理以及高产节水栽培提供参考。

## 1 水稻主要节水灌溉技术及其应用

### 1.1 干湿交替灌溉

干湿交替灌溉是目前水稻生产中应用最为广泛的一种节水灌溉技术,节水效果明显<sup>[15-16]</sup>。该灌溉方式主要的技术特点是在水稻的生育过程中,保持田间水层一段时间,然后自然落干一段时间后再复水,再落干,再复水,如此循环<sup>[7]</sup>。干湿交替灌溉条件下,稻田灌溉用水较常规淹灌处理减少15%~18%<sup>[17]</sup>,但其产量表现不一。有报道称干湿交替灌溉可较传统灌溉方式显著增产,也有报道称干湿交替灌溉对产量没有影响甚至造成减产<sup>[18-19]</sup>,这可能与土壤落干程度有关。徐国伟等<sup>[20]</sup>对水稻全生育期设置浅水层灌溉、轻干湿交替灌溉(落干时土壤水势不高于-20 kPa)、重干湿交替灌溉(落干时土壤水势不高于-40 kPa)三种水分管理方式研究表明,轻干湿交替灌溉较浅水层灌溉水稻产量略有增加,重干湿交替灌溉处理下产量则显著降低。在此实验

基础上增加氮肥处理不改变水稻产量对稻田水分变化的响应趋势;在不施氮、中氮、高氮处理下,与浅水层灌溉相比,轻干湿交替灌溉分别增产0.88%、4.50%、2.84%,重干湿交替灌溉分别减产26.48%、26.29%、36.51%。付景等<sup>[21]</sup>在结实期对水稻进行常规灌溉,轻、重干湿交替灌溉三种水分处理方式,得到与之相似的结论,即轻干湿交替灌溉可显著提高水稻产量,而重干湿交替灌溉则相反。

### 1.2 控制灌溉

控制灌溉又称半旱栽培,是由河海大学提出的经国家认证推广的节水栽培新技术。在我国北方稻区应用较为广泛<sup>[22]</sup>。该技术是根据水稻不同生育期对水分敏感程度不同来调节水稻供水量,遵循适时适量、科学供水的原则,是一种非充分灌溉技术,其核心内容是在秧苗大田移栽后,田间保持10~20 mm浅水层返青,在返青期后的水稻各个生育阶段土壤含水量为土壤饱和含水率的60%~80%,控制灌溉水量上限为土壤饱和含水率<sup>[23]</sup>。王青菊等<sup>[24]</sup>研究发现,控制灌溉较常规灌溉节约用水14.6%,同时该技术有利于水稻对于氧气的吸收,促进水稻分蘖,产量可较常规灌溉增加7.8%。控制灌溉下稻株分蘖多,稻秆粗壮,有效防止倒伏,单位面积株数明显增多,同时该灌溉方式下单位面积穗数、单株有效穗数和每穗实粒数均显著高于淹灌,是控制灌溉处理下产量提高的主要原因<sup>[25]</sup>。

### 1.3 覆盖旱种

水稻覆盖旱种是利用地膜或者稻麦秸秆覆盖,进行旱种旱管的一种节水效果极为显著的节水灌溉技术<sup>[26]</sup>。与田间常规栽培方式相比,旱种节水效率高达78%~85%<sup>[27]</sup>,但其产量大多低于水作或与之持平<sup>[28-29]</sup>,这也是覆盖旱种在实际生产中应用比干湿交替灌溉和控制灌溉等少的一个主要原因。Xu等<sup>[30]</sup>对不同覆盖方式对水稻产量的影响进行研究,发现与水作相比,覆膜旱种的产量显著降低,降幅为7.6%;覆草旱种的产量则无显著差异。造成两种覆盖方式对产量影响不一的原因主要是覆草旱种单位面积穗数显著高于覆膜旱种,弥补旱作稻每穗粒数、结实率和千粒重低于水作稻的不足,使其产量与水作稻持平。Tang等<sup>[31]</sup>对早稻直播旱作研究发现,水稻旱作产量极显著低于常规水作,从其产量构成因素看是由于旱作早稻穗数和粒重的下降。旱作下,水稻成熟期早于水层灌溉,从而导致籽粒灌浆历期短于水层灌溉,且旱作稻籽粒灌浆成熟期的根叶由于后期追肥困难,营养供应不足更容易早衰,这成为粒重降低的一个主要原因<sup>[32]</sup>。旱作稻分

蘗多,且高位次的分蘗苗过多,造成无效分蘗较多,分蘗成穗率低,从而使有效分蘗减少,这也是制约其产量提高的一个主要原因<sup>[28]</sup>。早作条件下合理控制水稻栽插密度,提高水稻有效穗数,延缓后期根叶衰老,可有效提高早作水稻产量。

## 2 水稻根系形态生理指标及其与产量形成和地上部生长发育的关系

### 2.1 根系形态

水稻根系形态指标主要有根冠比、根干质量、根数、根长、根直径、根表面积、根体积等。其中根冠比较为直观地反映了根系与地上部干物质积累关系,可作为控制和协调根系和冠部生长的一种参数,合理的根冠比意味着地上部和地下部协同生长<sup>[33]</sup>。一般认为,根系越大,吸收的水分和养分就越多,产量就越高;但是根系的生长又需要消耗大量的光合产物,从而对产量产生不利影响<sup>[34]</sup>。蔡昆争等<sup>[35]</sup>研究发现,水稻根系质量与地上部质量显著正相关,根体积与株高和绿叶数显著正相关,但是抽穗期和成熟期的根冠比分别与绿叶数、每穗粒数和产量呈显著负相关。刘桃菊等<sup>[36]</sup>研究发现,在水稻根系数量较少的情况下,增加根长和根质量可以增加产量,但当根长和根质量增加到一定程度后,产量反而会随着根数的增加而下降。凌启鸿等<sup>[37]</sup>的研究表明,水稻上层根对单株穗数、每穗颖花数、结实率和粒重、穗重和产量的影响大于下层根。以上不同的结果均反映了根系形态与地上部和产量的复杂关系。

### 2.2 根系生理

水稻根系生理指标主要包括根系氧化力、根系伤流液、根系分泌物和根系激素等,这些指标均可以用来判断根系生理活性。根系氧化力通常是指根对 $\alpha$ -萘胺的氧化力,是根系活力的一种测定方法,其大小与水稻根系的代谢强度和酶的活性密切相关<sup>[38]</sup>。根系氧化力包括根系氧化酶、根系分泌的氧化性物质、根际氧化性微生物和氧气等<sup>[39-42]</sup>。由根系提供的氧气与根际中的 $\text{Fe}^{2+}$ 发生反应形成根表铁膜,其形成量与根系氧化力的强弱成正比<sup>[43]</sup>。有研究表明,根表铁膜越多,根系营养离子在铁膜上富集的数量也越多,从而影响水稻对营养元素的吸收状况<sup>[44]</sup>,进一步影响地上部植株的生长情况。此外,不同生育期的根系氧化力对水稻生长影响不一致。分蘗期根系氧化力与水稻株高、地上部干物质质量极显著正相关,与分蘗数和绿叶数相关不显著;抽穗

期根系氧化力与地上部各性状相关均不显著;在抽穗期和成熟期,根系氧化力与最终产量均呈极显著正相关,相关系数分别达0.8677和0.8740<sup>[35]</sup>。因此,明确不同生育期根系氧化活力的差异及其影响因素对调控水稻地上部生长以及最终产量形成具有重要意义。

根系伤流是在不挖掘水稻的情况下能对水稻根系生理活性进行简单判断的有效方法<sup>[45]</sup>。伤流液是指植物伤口输导组织的汁液受根压作用在导管中向地上部移动而流出,主要组分有水、无机盐、有机酸、氨基酸、可溶性糖和植物激素等,其流量强度也是根系活力的指标之一<sup>[46-47]</sup>。目前国内常用切断自然根压法收集水稻根系伤流液<sup>[48]</sup>。根系伤流强度不仅反映了根系主动吸收水分能力,同时也反映了根系水流导度<sup>[49]</sup>。相关研究表明,水稻抽穗后的剑叶叶绿素含量、过氧化氢酶、过氧化物酶和超氧化物歧化酶活性变化趋势与同时期根系伤流强度变化趋势密切相关,尤其是在籽粒灌浆后期对地上部叶片的衰老具有重要的调节作用<sup>[50]</sup>。

根系分泌物的研究是根际微生态系统中的重要组成部分。关于根系分泌物的研究开始于德国生物学家Hiltner“根际”概念的提出。根系与土壤直接接触,从土壤中吸收水分和养分的同时,也向根系周围释放各种化合物,产生根际效应,进而调控水稻植株的生长发育。这些由活的未被扰动的根系向根际中释放的各种化合物称为根系分泌物,主要包括碳水化合物、离子、氨基酸和有机酸等<sup>[51]</sup>。根系分泌物的作用主要有以下三个方面:1)通过改变作物根际土壤的物理、化学及生物学性质,提高根际土壤养分的生物有效性,从而促进作物的生长;2)分泌物中的某些物质会抑制其他作物根系的活动,造成异株克生现象或者刺激有害微生物的生长和繁殖,造成连作障碍等问题;3)可能作为作物-微生物-土壤体系的信息物质,对作物适应胁迫起重要作用<sup>[52]</sup>。此外,根系分泌的有机酸、离子等还与稻米品质密切相关。如有研究表明,水稻结实前中期(花后10 d和20 d)根系分泌的酒石酸、柠檬酸和氨基酸与籽粒垩白度、直链淀粉含量、崩解值呈显著或极显著负相关,与消减值呈极显著正相关;苹果酸则反之,与籽粒垩白度、直链淀粉含量、崩解值呈极显著正相关,与消减值呈极显著负相关;根系分泌的各种离子与稻米的垩白度、直链淀粉含量、蛋白质组分也显著或极显著相关<sup>[53]</sup>。

植物根系激素是指生长素(IAA)、细胞分裂素(CTKs)和脱落酸(ABA)等一类对植株地上部生长发

育产生影响的物质,是衡量根系生理活性的重要指标。一般认为 IAA、Z+ZR(玉米素和玉米素核苷,CTKs 的一种)是促进型激素,ABA 为抑制型激素,IAA 可以促进细胞伸长、调节核酸参与蛋白质的合成和促进籽粒灌浆<sup>[54]</sup>。Z+ZR 主要在根系中合成,通过输导组织传送到籽粒中,对籽粒中胚乳的发育起重要的调节作用<sup>[55-56]</sup>。虽然 ABA 为抑制型激素,但近年来有报道称,ABA 也具有促进作用,尤其当植株遭受胁迫时,ABA 可以对植株产生保护作用,包括减轻质膜的伤害,诱导抗逆境基因的表达和增强抗氧化酶的活性等<sup>[57-59]</sup>;如颖花中较高的 ABA 含量可以弥补水分胁迫对颖花育性的伤害<sup>[60]</sup>。根系激素含量与籽粒中的激素含量密切相关,根系 Z+ZR 和 ABA 含量在灌浆期与籽粒中的 Z+ZR 和 ABA 含量显著相关,并且根系 Z+ZR 和 ABA 含量与灌浆速度分别呈双曲线和二次曲线关系<sup>[61]</sup>。

### 3 主要节水灌溉方式对水稻根系形态生理的影响

#### 3.1 干湿交替灌溉对水稻根系形态和生理的影响

干湿交替灌溉能显著改善根系构型、促进根系生长。已有研究表明,干湿交替灌溉显著提高了水稻根干质量、深层根系(10–20 cm)的干物质量、根冠比、根半径、根表面积和单株总根数<sup>[62-63]</sup>。但是,干湿交替处理过程中土壤落干的程度、复水后的水层深度、干湿交替的频率以及干湿交替发生时期等的设置不同,对根系形态的影响不一<sup>[64]</sup>。徐国伟等<sup>[21,65]</sup>研究发现,与全生育期浅水层灌溉相比,在干湿交替灌溉处理中进行轻度土壤落干(土壤水势不低于-20 kPa)即轻度干湿交替灌溉增加了水稻主要生育期的根长、根干质量,降低了穗分化后水稻根冠比;重度土壤落干(土壤水势不低于-40 kPa)即重度干湿交替灌溉则得到与之相反的结果。张耗等<sup>[66]</sup>在土培和大田试验研究中均发现,与常规灌溉相比,轻干湿交替灌溉显著提高节水抗旱品种抽穗期的根干质量和根冠比;提高了对照品种抽穗期的根冠比,但是降低了其根干质量。表明在干湿交替条件下,对照品种抽穗期地上部与地下部干质量均低于常规灌溉,节水抗旱品种有更强的根系和地上部生长能力。

已有研究表明,干湿交替灌溉增加了水稻根系氧化力、总吸收表面积、活跃吸收表面积、根系伤流量、根系分泌物中有机酸总量、根系 Z+ZR 含量以及氮代谢酶活性;但当干湿交替处理中土壤重度

落干(土壤水势不低于-40 kPa)时则降低了上述指标<sup>[58-59]</sup>。徐国伟等<sup>[67]</sup>的研究表明,与保持水层相比,分蘖盛期至幼穗分化期轻度水分胁迫下根系有机酸总量平均增加 16.4%,重度水分胁迫下根系分泌物中有机酸总量平均降低 22.8%。付景等<sup>[22]</sup>观察到,根系中的 Z+ZR 和 ABA 含量均在花后呈先增后减趋势,并分别在花后 10 d 和 20 d 达到峰值,而 IAA 含量呈下降趋势;同时与常规灌溉相比,轻干湿交替灌溉显著增加了 Z+ZR 和 IAA 含量,降低了 ABA 含量,重干湿交替灌溉则降低了 Z+ZR 和 IAA 含量,增加了 ABA 含量。卞金龙等<sup>[68]</sup>对 4 种抗旱性不同的水稻品种进行研究,发现与常规灌溉相比,轻干湿交替灌溉下抗旱性较强的水稻品种扬稻 6 号和早优 8 号的根系氧化力和根系 Z+ZR 含量较高,抗旱性较弱的品种两优培九和镇稻 88 则相对较低;重干湿交替条件下 4 个品种的根系氧化力和根系 Z+ZR 含量均低于常规灌溉。刘凯等<sup>[69]</sup>分析了保持水层(WW)、土壤轻度落干(MD)和土壤重度落干(SD)3 种土壤水分下水稻籽粒和根系伤流液中 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)含量及其与籽粒灌浆的关系,结果表明,MD 处理降低了根系伤流液中 ACC 浓度,SD 处理增加了根系伤流液中的 ACC 浓度,而且根系伤流液中的 ACC 浓度与籽粒中 ACC 浓度呈极显著正相关,在灌浆早期根系伤流液中的 ACC 浓度较高,之后随籽粒灌浆天数增加而迅速下降。干湿交替条件下水稻根系特性的不同结果表明,根系生长除受干湿交替处理中不同的土壤落干程度等外界因素影响外,还与水稻品种特性相关,抗旱性较好的品种比一般品种更能适应干湿交替灌溉。因此,选择适合的品种更能发挥水稻的产量潜力。

与常规灌溉相比,干湿交替灌溉改善根系形态生理的原因主要有两个方面:一是在干湿交替过程中,土壤氧化还原电位(Eh)随之发生相应的上升-下降的变化,改善土壤氧化还原性,在有效抑制由于长期淹水而导致的土壤中  $\text{Fe}^{2+}$ 、 $\text{H}_2\text{S}$  等有毒还原性产物积累的同时,提高土壤的通气性和土壤中的氧气含量;二是干湿交替灌溉提高了土壤中微生物活性<sup>[70-71]</sup>。而在重干湿交替条件下对根系生长和生理活性产生不利影响主要是因为重度土壤落干使土壤含水量急剧下降,根尖细胞器数量减少,细胞膜内不饱和脂肪酸减少导致膜蛋白不稳定和膜结构功能丧失,从而影响到整个细胞的完整代谢过程,进而影响根系生长和生理功能<sup>[67]</sup>。

#### 3.2 控制灌溉对水稻根系形态和生理的影响

控制灌溉是在满足水稻生长发育所需水分的

前提下调控土壤含水率,从而达到节约灌溉用水和提高产量的目的。随着土壤水分含量的变化,水稻根系形态和生理特征也产生一定的变化。一般情况下,土壤水分过多或过少都会导致根干质量和根系吸收表面积下降;同时在土壤水分胁迫条件下,光合产物优先分配给根系,导致根冠比增大,反之,土壤水分过多,根冠比减小;而被认为最有利于作物根系生长发育的土壤含水率则为田间持水量的70%~75%<sup>[72]</sup>。当土壤含水量为饱和含水量的60%时,水稻表层根系干质量显著下降,在全生育期内下降幅度可达10.5%~31.6%<sup>[73]</sup>。控制灌溉通过对生育期内土壤含水量的调控,对根系生长产生一定的影响。与充分灌溉相比,控制灌溉可以促进根系下扎,提高整个生育期水稻根质量和根体积,根系比表面积在有效分蘖期和抽穗开花期增加,在拔节孕穗期略有降低<sup>[74]</sup>。

控制灌溉下,由于地表水浅,地温高,导致微生物活动旺盛<sup>[22]</sup>。而微生物活动也是影响水稻根系生长的一大重要土壤生物学因素。如一些土壤微生物在进入自身生命周期的后期,会分泌出像植物激素一类的次生代谢产物,可以促进根系的发育,提高根系活力<sup>[75]</sup>。张凤祥等<sup>[82]</sup>研究表明,控制灌溉增加了水稻根系氧化力和活跃吸收表面积。陶龙兴等<sup>[76]</sup>研究了稻田3种水分管理,即淹水灌溉、控制灌溉(齐穗后不灌水,35 d后降至土壤持水量的70%)和干-湿处理(齐穗后21 d浅水灌溉1次,即灌即排)对根系生理活性的影响,结果表明,控制灌溉处理水稻根系伤流量随着籽粒灌浆进程下降速度最快,干-湿处理有效减缓了根系伤流量的下降过程;控制灌溉下分蘖能力较弱的大穗型品种的根系伤流量中玉米素含量显著高于淹水灌溉,而分蘖能力较强的多穗型品种显著降低,但在蜡熟期之后其根系伤流量中玉米素含量均低于淹水灌溉,同时多穗型品种高于大穗型品种。控制灌溉下,水稻根系土壤通气性好,根系数量、长度和根毛数量优于淹水灌溉,根系分布范围广、扎根深,抽穗后根系活力强,与高产水稻根系特征表现一致<sup>[77]</sup>。

### 3.3 覆膜早种对水稻根系形态和生理的影响

旱作不建立水层,土壤通透性较好,有利于耕作层的土气协调,同时覆膜对土壤具有增温保墒的效果,从而使水稻根系生长旺盛。据观测,旱作水稻根系在土壤中分布整个耕作层,深度可达地下30 cm左右,单株根数在分蘖盛期最高可达600~800条,且大多为白根,而水作单株根数较少,为300~500条左右,根色也是黄色居多<sup>[28,78]</sup>。王熹等<sup>[79]</sup>

对亚种间杂交稻两优培九和协优9311的研究表明,与常规灌溉相比,旱作下,协优9308根系干质量提高34.8%,两优培九根系干质量提高21.4%,两品种根系分别向下延伸生长了10 cm和15 cm。旱种水稻较常规水作根干质量大,地上部干物质量小,从而导致其根冠比较高<sup>[30]</sup>。蔡永萍等<sup>[14]</sup>研究发现,旱作稻根系较常规水作短、细,且分枝多,抽穗10 d后,根干质量开始下降,但其下降速度比水作慢。

旱作水稻根系氧化活力显著低于水作,尤其是在生育后期表现更为明显,究其原因,覆膜旱作栽培方式后期追肥困难,植株缺肥,也可能是由于旱作条件下水稻根系冗余生长从而消耗了大量养分,引起单位根系活力的下降<sup>[31]</sup>。覆膜旱种处理下水稻抽穗期、抽穗后12 d、17 d和28 d的根系伤流强度分别比湿润灌溉低18.4%、24.4%、28.4%和21.7%<sup>[80]</sup>。拔节长穗中期覆膜旱种的根系细胞分裂素(ZRs)高于常规水作,除此之外旱作其他时期的ZRs低于常规水作<sup>[29]</sup>。王熹等<sup>[79]</sup>也得到了旱作比常规水作根系生理活性下降的结论,主要表现为与常规灌溉相比,旱作水稻根系伤流量及伤流液中玉米素含量、根系呼吸强度较低。蔡永萍等<sup>[14]</sup>研究表明,虽然水作水稻抽穗后3 d根系总吸收表面积和活跃吸收表面积分别比旱作高16.02%和14.37%,但旱作下,根系总吸收表面积和活跃吸收表面积下降缓慢,且在生育后期高于常规水作,根系伤流强度变化趋势与根系总吸收表面积和活跃吸收表面积基本趋于一致,说明抽穗后期旱作根系活力强。旱作水稻生育末期根系活力较强,代谢旺盛,干物质积累量多,不利于水稻籽粒后期的灌浆充实,使粒重下降,从而对产量产生不良影响。因此,如何利用旱作下生育后期水稻较高的根系活力,保证根系合成的营养物质向地上部运输,防止地上部植株,尤其是剑叶的早衰以及根系干物质的过多积累,使同化物更多地流向籽粒中,促进粒重的增加,从而使水稻产量的增加,是目前旱作下保证产量的一个重要研究思路。

## 4 研究展望

节水灌溉技术是目前应对水资源短缺的同时又能改善水稻生长、提高产量的重要栽培技术。目前已有的研究仍多集中于其对节水效果、水稻地上部生长发育、产量形成和稻米品质的影响等方面。有关节水灌溉技术对水稻根系生长发育、形态生理

特性、节水效果及产量形成等方面的研究已取得了长足进展,未来仍应加强以下几个方面的研究。

#### 4.1 加强节水灌溉对水稻根尖细胞超微结构影响的研究

根尖是根系生理活性最活跃的部分,根尖细胞中高尔基体、内质网、线粒体、核糖体、质膜等对根功能的执行具有重要作用。其对水分的敏感程度高于根质量、根长、根系氧化力等其他根系形态生理指标,往往当根质量等受水分影响还没有出现明显变化时,根系细胞器数量已有明显差异。目前对于节水灌溉下水稻根系超微细胞结构及其变化的研究尚未见报道,未来有必要加强这方面的研究。

#### 4.2 加强节水灌溉条件下根系生长与土壤性状相互关系的研究

土壤作为植株生长的载体,其理化和生物学性状都对根系生长产生重要影响。节水灌溉处理使土壤水分水势发生变化,从而导致土壤紧实度、pH值等理化特性以及土壤微生物等生物学性状发生剧烈的变化,进而影响根系生长发育。但是,目前对于节水灌溉条件下土壤性状的变化及其与根系形态和生理之间的相互作用机制尚不明确,这一方面也有待于进一步深入研究。

#### 4.3 加强节水灌溉与养分管理相结合对水稻根系影响的研究

水分和养分均是影响水稻生长发育和产量形成的关键因素。当土壤中水分养分含量发生变化时,根系生长首先受到影响,从而影响植株地上部的生长发育。但是,目前对水稻根系的研究多是基于其对水分处理或者肥料处理等单因素作用的响应,而对养分处理与灌溉耦合尤其是氮肥施用与水分处理耦合对水稻根系影响的研究较少。因此,深入研究水氮互作对水稻根系的影响,以此探索水氮耦合机理,为水稻高产高效节水栽培提供理论与实践依据。

#### 参考文献:

- [1] Zhou Q, Ju C X, Wang Z Q, Zhang H, Liu L J, Yang J C, Zhang J H. Grain yield and water use efficiency of super rice under soil water deficit and alternate wetting and drying irrigation. *J Integr Agric*, 2017, 16(5): 1028-1043.
- [2] 朱德峰, 张玉屏, 陈惠哲, 向镜, 张义凯. 中国水稻高产栽培技术创新与实践. *中国农业科学*, 2015, 48 (17): 3404-3414.  
Zhu D F, Zhang Y P, Chen H Z, Xiang J, Zhang Y K. Innovation and practice of high-yield rice cultivation technology in China. *Sci Agric Sin*, 2015, 48(17): 3404-3414. (in Chinese with English abstract)
- [3] 姚林, 郑华斌, 刘建霞, 贺慧, 黄璜. 中国水稻节水灌溉技术的现状及发展趋势. *生态学杂志*, 2014, 33 (5): 1381-1387.  
Yao L, Zheng H B, Liu J X, He H, Huang H. Current situation and prospect of rice water-saving irrigation technology in China. *Chin J Ecol*, 2014, 33(5): 1381-1387. (in Chinese with English abstract)
- [4] 薛全义, 荆宇, 华玉凡. 略论我国早稻的生产及发展. *中国稻米*, 2002, 8(4): 5-7.  
Xue Q Y, Jing Y, Hua Y F. Simply talking about the production and development of dry rice in China. *China Rice*, 2002, 8(4): 5-7. (in Chinese with English abstract)
- [5] 陈琳. 黑土区水稻调亏灌溉模式的研究. 哈尔滨: 东北农业大学, 2010.  
Chen L. The studies on effects of regulated deficit irrigation of paddy rice in the phaeozem. Harbin: Northeast Agricultural University, 2010. (in Chinese with English abstract)
- [6] 茆智. 水稻节水灌溉及其对环境的影响. *中国工程科学*, 2002(7): 8-16.  
Mao Z. Water Saving Irrigation for Rice and Its Effect on Environment. *Eng Sci*, 2002(7): 8-16. (in Chinese with English abstract)
- [7] Norton G J, Shafaei M, Travis A J, Deacon C M, Danku J, Poand D, Cochrane N, Lockhart K, Salt D, Zhang H, Dodd L C, Hossain M, Rafiqul Islam M, Price A H. Impact of alternate wetting and drying on rice physiology, grain production, and grain quality. *Field Crops Res*, 2017, 205: 1-13.
- [8] 杨建昌. 水稻根系形态生理与产量、品质形成及养分吸收利用的关系. *中国农业科学*, 2011, 44(1): 36-46.  
Yang J C. Relationships of rice root morphology and physiology with the formation of grain yield and quality and the nutrient absorption and utilization. *Sci Agric Sin*, 2011, 44(1): 36-46. (in Chinese with English abstract)
- [9] 凌启鸿, 陆卫平, 蔡建中, 曹显祖. 水稻根系分布与叶角关系的研究初报. *作物学报*, 1989, 15(2): 123-131.  
Ling Q H, Lu W P, Cai J Z, Cao X Z. Study on the relationship between root distribution and leaf angle of rice. *Acta Agron Sin*, 1989, 15(2): 123-131. (in Chinese with English abstract)
- [10] 许乃霞, 杨益花. 抽穗后水稻根系活力与地上部叶片衰老及净光合速率相关性的研究. *安徽农业科学*, 2009, 37(5): 1919-1921.  
Xu N X, Yang Y H. Research on the relationship between the root activity and leaf ageing, photosynthetic rate of rice after heading stage. *J Anhui Agric Sci*, 2009, 37(5): 1919-1921. (in Chinese with English abstract)
- [11] 张自常, 李鸿伟, 陈婷婷, 王学明, 王志琴, 杨建昌. 畦沟灌溉和干湿交替灌溉对水稻产量与品质的影响. *中国农业科学*, 2011, 44(24): 4988-4998.  
Zhang Z C, Li H W, Chen T T, Wang X M, Wang Z Q, Yang J C. Effect of furrow irrigation and alternate wetting and drying irrigation on grain yield and quality of rice. *Sci Agric Sin*, 2011, 44(24): 4988-4998. (in Chinese with English abstract)

English abstract)

- [12] 张自常, 徐云姬, 褚光, 王志琴, 王学明, 刘立军, 杨建昌. 不同灌溉方式下的水稻群体质量. 作物学报, 2011, 37(11): 2011-2019.  
Zhang Z C, Xu Y J, Chu G, Wang Z Q, Wang X M, Liu L J, Yang J C. Population quality of rice under different irrigation regimes. *Acta Agron Sin*, 2011, 37(11): 2011-2019. (in Chinese with English abstract)
- [13] 俞双恩, 彭世彰, 王士恒, 仲跃. 控制灌溉条件下水稻的群体特征. 灌溉排水, 1997(2): 22-25.  
Yu S E, Peng S Z, Wang S H, Zhong Y. The colony characteristics of rice under control irrigation condition. *Irrig Drain*, 1997(2): 22-25. (in Chinese with English abstract)
- [14] 蔡永萍, 杨其光, 黄义德. 水稻水作与旱作对抽穗后剑叶光合特性、衰老及根系活性的影响. 中国水稻科学, 2000, 14(4): 219-224.  
Cai Y P, Yang Q G, Huang Y D. Effect of rice cultivated under paddy and upland condition on photosynthesis and senescence of flag leaf and activity of root system after heading. *Chin J Rice Sci*, 2000, 14(4): 219-224. (in Chinese with English abstract)
- [15] Yang J C, Liu K, Wang Z Q, Du Y, Zhang J H. Water-saving and high-yielding irrigation for lowland rice by controlling limiting values of soil water potential. *J Integr Plant Biol*, 2007, 49(10): 1445-1454.
- [16] Zhang H, Zhang S F, Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q. Postanthesis moderate wetting drying improves both quality and quantity of rice yield. *Agron J*, 2008, 100(3): 726-734.
- [17] Belder P, Bouman, B.A.M, Cabangon, R. Effect of water-saving irrigation on rice yield and water use in typical lowland conditions in Asia. *Agric Water Manag*, 2004, 65(3): 193-210.
- [18] Mazza G, Agnelli A E, Orasen G, Gennaro M, Vale G, Lagomarsino A. Reduction of global warming potential from rice under alternate wetting and drying practice in a sandy soil of northern Italy. *Ital J Agron*, 2016, 2(2): 35-44.
- [19] [ ] Lampayan R M, Reyes R M, Singleton G R, Bouman B A M. Adoption and economics of alternate wetting and drying water management for irrigated lowland rice. *Field Crops Res*, 2015, 170: 95-108.
- [20] 徐国伟, 王贺正, 翟志华, 孙梦, 李友军. 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. 农业工程学报, 2015, 31(10): 132-141.  
Xu G W, Wang H Z, Zhai Z H, Sun M, Li Y J. Effect of water and nitrogen coupling on root morphology and physiology, yield and nutrition utilization for rice. *Trans Chin Soc Agric Eng*, 2015, 31(10): 132-141. (in Chinese with English abstract)
- [21] 付景, 刘洁, 曹转勤, 王志琴, 张耗, 杨建昌. 结实期干湿交替灌溉对2个超级稻品种结实率和粒重的影响. 作物学报, 2014, 40(6): 1056-1065.  
Fu J, Liu J, Cao Z Q, Wang Z Q, Zhang H, Yang J C. Effects of alternate wetting and drying irrigation during grain filling on the seed-setting rate and grain weight of two super rice cultivars. *Acta Agron Sin*, 2014, 40(6): 1056-1065. (in Chinese with English abstract)
- [22] 孙小淋, 杨立年, 杨建昌. 水稻高产节水灌溉技术及其生理生态效应. 中国农学通报, 2010, 26(3): 253-257.  
Sun X L, Yang L N, Yang J C. Water-saving and high-yielding irrigation techniques of rice and their physiological and ecological effects. *Chin Agric Sci Bull*, 2010, 26(3): 253-257. (in Chinese with English abstract)
- [23] 李道西. 控制灌溉稻田甲烷排放规律及其影响机理研究. 南京: 河海大学, 2007.  
Li D X. Regularity of methane emission from paddy fields and its influence mechanism under rice controlled irrigation. Nanjing: Hohai University, 2007. (in Chinese with English abstract)
- [24] 王青菊, 胡金财, 马士学. 水稻节水控制灌溉技术研究. 北方水稻, 2012, 42(2): 34-35.  
Wang Q J, Hu J C, Ma S X. The research on water-saving irrigation. *North Rice*, 2012, 42(2): 34-35. (in Chinese with English abstract)
- [25] Nie X, Wang Y Y. Water requirement and yield of rice of Sanjiang Plain under different irrigation treatment. International Conference on Electric Technology & Civil Engineering IEEE, 2011.
- [26] Belder P, Spiertz J H J, Bouman B A M, Lu G, Tuong T P. Nitrogen economy and water productivity of lowland rice under water-saving irrigation. *Field Crops Res*, 2005, 93(2-3): 169-185.
- [27] Huang Y D, Zhang Z L, Wei F Z, Li J C. Ecophysiological effect of dry cultivated and plastic film mulched rice planting. *Chin J Appl Ecol*, 1999: 50-53.
- [28] Wu W G. Study on rice growth characteristics under dry-land cultivation and its culture technique. *J Anhui Agric*, 1998(3): 40-43.
- [29] Huang W J, Wang J H, Zhao C J, Huang Y D, Tao H Z, Tao Q H. Studies on the osmotic regulated substance and the hormone content of dry cultivation rice. *Agric Res Arid Areas*, 2002(1): 61-64,80.
- [30] Xu G W, Wang P, Tang C, Wang Z Q, Liu L J, Yang J C. Effect of dry-cultivation patterns on the yield and quality of rice. *Acta Agron Sin*, 2006(1): 112-117.
- [31] Tang M L, Cheng D W, Yao H G, Xu M. Effect of direct-seeded dry cultivation with plastic film mulching on physiological characteristics of root and leaf at grain-filling stage and grain yield in early-season Indica rice. *Chin J Rice Sci*, 2005, 19(5): 475-478.
- [32] Cai Y X. Comparative Studies on cooking quality and RVA profile of several rice varieties under water- and dry-cultivation. *Acta Agron Sin*, 2003(4): 508-513.
- [33] 张耗. 水稻根系形态生理与产量形成的关系及其栽培调控技术. 扬州: 扬州大学, 2011.  
Zhang H. Morphology and physiology of rice roots in relation to yield formation and cultivation regulation techniques. Yangzhou: Yangzhou University, 2011. (in Chinese with English abstract)
- [34] Passioura J B. Roots and drought resistance. *Agric Water*



- Manag*, 1983, 7(1): 265-280.
- [35] 蔡昆争, 骆世明, 段舜山. 水稻群体根系特征与地上部生长发育和产量的关系. 华南农业大学学报, 2005, 26(2): 1-4.  
Cai K Z, Luo S M, Duan S S. The relationship between root system of rice and aboveground characteristics and yield. *J Huanan Agric Univ*, 2005, 26(2): 1-4. (in Chinese with English abstract)
- [36] 刘桃菊, 戚昌瀚, 唐建军. 水稻根系建成与产量及其构成关系的研究. 中国农业科学, 2002, 35 (11): 1416-1419.  
Liu T J, Qi C H, Tang J J, Studies on relationship between the character parameters of root and yield formation in rice. *Sci Agric Sin*, 2002, 35(11): 1416-1419. (in Chinese with English abstract)
- [37] 凌启鸿, 凌励. 水稻不同层次根系的功能及对产量形成作用的研究. 中国农业科学, 1984, 17 (5): 3-11.  
Ling Q H, Lin L. Study on the function of different levels of rice root system and its effect on yield formation. *Sci Agric Sin*, 1984, 17(5): 3-11. (in Chinese with English abstract)
- [38] 樊明宪. 测定水稻根系氧化力的一种新方法. 湖南农学院学报, 1982(02): 102.  
Fan M X. A new method for measuring the oxidizing capacity of rice roots. *J Hunan Univ Agric*, 1982(02): 102. (in Chinese with English abstract)
- [39] Weiss J V, Emerson D, Backer S M, Megonigal J P. Enumeration of Fe(II)-oxidizing and Fe(III)-reducing bacteria in the root zone of wetland plants: Implications for a rhizosphere iron cycle. *Biogeochemistry*, 2003, 64(1): 77-96.
- [40] Neubauer S C, Toledo-Durán G E, Emerson D, Megonigal J P. Returning to their roots: Iron-Oxidizing bacteria enhance short-term plaque formation in the wetland-plant rhizosphere. *Geomicrobiol J*, 2007, 24(1): 65-73.
- [41] 刘文菊, 胡莹, 朱永官, 高如泰, 赵全利. 磷饥饿诱导水稻根表铁膜形成机理初探. 植物营养与肥料学报, 2008, 14(1): 22-27.  
Liu W J, Hu Y, Zhu Y G, Gao R T, Zhao Q L. The mechanisms of iron plaque formation on the surface of rice roots induced by phosphorus starvation. *Plant Nutr Fert Sci*, 2008, 14(1): 22-27. (in Chinese with English abstract)
- [42] 赵锋, 王丹英, 徐春梅, 张卫健, 章秀福. 水稻氧营养的生理、生态机制及环境效应研究进展. 中国水稻科学, 2009, 23(4): 335-341.  
Zhao F, Wang D Y, Xu C M, Zhang W J, Zhang X F. Progress in research on physiological and ecological response of rice to oxygen nutrition and its environment effects. *Chin J Rice Sci*, 2009, 23(4): 335-341. (in Chinese with English abstract)
- [43] 杨旭健, 傅友强, 沈宏, 甘海华. 水稻根表铁膜及其形成的形态、生理及分子机理综述. 生态学杂志, 2014, 33(08): 2235-2244.  
Yang X J, Fu Y Q, Shen H, Gan H H. A review on iron plaque on rice (*Oryza sativa*) root surface and the morphology, physiology and molecular biology of its formation mechanism. *Chin J Ecol*, 2014, 33(08): 2235-2244. (in Chinese with English abstract)
- [44] 张西科, 尹君, 刘文菊, 张福锁, 毛达如. 根系氧化力不同的水稻品种磷锌营养状况的研究. 植物营养与肥料学报, 2002(1): 54-57.  
Zhang X K, Yin J, Liu W J, Zhang F S, Mao D R. The nutritional status of P and Zn on rice cultivars with different oxidizing power of roots. *Plant Nutr Fert Sci*, 2002(1): 54-57. (in Chinese with English abstract)
- [45] 肖金川. 不同年代粳稻品种根系伤流液变化与光合特性及物质生产的关系. 长春: 吉林农业大学, 2012.  
Xiao J C. The correlation between the changes of root bleeding sap and photosynthetic characteristics along with material production in rice cultivars of different years. Changchun: Jilin Agricultural University, 2012. (in Chinese with English abstract)
- [46] 陈佳娜, 谢小兵, 伍丹丹, 邹应斌. 水稻伤流液研究进展. 中国农学通报, 2015, 31(09): 9-12.  
Chen J N, Xie X B, Wu D D, Zou Y B. research advances on rice bleeding sap. *Chin Agric Sci Bull*, 2015, 31(9): 9-12. (in Chinese with English abstract)
- [47] 肖金川, 武志海, 徐克章, 凌凤楼, 崔菁菁, 李鑫. 吉林省47年育成的水稻品种根系伤流液重量变化及其与剑叶光合速率的关系. 植物生理学报, 2012, 48(5): 499-504.  
Xiao J C, Wu Z H, Xu K Z, Ling F L, Cui J J, Li X. Changes of root bleeding sap weight and its correlation with flag leaf net photosynthetic rate in rice Cultivars released 47 Years in Jilin Province of China. *Plant Physiol J*, 2012, 48(5): 499-504. (in Chinese with English abstract)
- [48] 唐拴虎, 徐培智, 陈建生, 艾绍英, 张宝发, 黄旭. 一次性施用控释肥对水稻根系活力及养分吸收特性的影响. 植物营养与肥料学报, 2007(4): 591-596.  
Tang S H, Xu P Z, Chen J S, Ai S Y, Zhang B F, Huang X. Effects of single basal application of controlled-release fertilizer on root activity and nutrient absorption of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Nutr Fert Sci*, 2007(4): 591-596. (in Chinese with English abstract)
- [49] 常江, 张自立, 郜红建, 黄界颖, 甘旭华. 外源稀土对水稻伤流组分的影响. 植物营养与肥料学报, 2004 (5): 522-525.  
Chang J, Zhang Z L, Gao H J, Huang J Y, Gan X H. Effect of rare earth on composition of bleeding sap of rice. *Plant Nutr Fert Sci*, 2004(5): 522-525. (in Chinese with English abstract)
- [50] 梁建生, 曹显祖. 杂交水稻叶片的若干生理指标与根系伤流强度关系. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 1993, 14(4): 25-30.  
Lian J S, Cao X Z. Studies on the relationship between several physiological characteristics of leaf and bleeding rate of roots in hybrid rice(*O. sativa* L.). *J Yangzhou Univ: Agric Life Sci*, 1993, 14(4): 25-30. (in Chinese with English abstract)



- [51] 张淑香, 高子勤. 连作障碍与根际微生态研究 II. 根系分泌物与酚酸物质. 应用生态学报, 2000, 11(1): 152-156.  
Zhang S X, Gao Z Q. Continuous cropping obstacle and rhizospheric microecology: II. Root exudates and phenolic acids. *Chin J Appl Ecol*, 2000, 11(1): 152-156. (in Chinese with English abstract)
- [52] 张福锁. 根分泌物及其在植物营养中的作用. 中国农业大学学报, 1992, 3(4): 353-356.  
Zhang F S. Root exudates and their role in plant nutrition. *J Chin Agric Univ*, 1992, 3(4): 353-356. (in Chinese with English abstract)
- [53] 常二华, 张耗, 张慎凤, 王志琴, 杨建昌. 结实期氮磷营养水平对水稻根系分泌物的影响及其与稻米品质的关系. 作物学报, 2007, 33(12): 1949-1959.  
Chang E H, Zhang H, Zhang S F, Wang Z Q, Yang J C. Effects of nitrogen and phosphorus on the root exudates during grain filling and their relations with grain quality of rice. *Acta Agron Sin*, 2007, 33(12): 1949-1959. (in Chinese with English abstract)
- [54] 张自常, 李鸿伟, 曹转勤, 王志琴, 杨建昌. 施氮量和灌溉方式的交互作用对水稻产量和品质影响. 作物学报, 2013, 39(1): 84-92.  
Zhang Z C, Li H W, Cao Z Q, Wang Z Q, Yang J C. Effect of interaction between nitrogen rate and irrigation regime on grain yield and quality of rice. *Acta Agron Sin*, 2013, 39(1): 84-92. (in Chinese with English abstract)
- [55] Yang J C, Peng S B, Gu S L, Vesperas R M, Zhu Q S. Changes in zeatin and zeatin riboside content in rice grains and roots during grain filling and the relationship to grain plumpness. *Acta Agron Sin*, 2001, 27: 35-42.
- [56] Yang J C, Ming Q, Wang Z Q, Liu L J, Zhu Q S. Relationship between the cell proliferation and cytokinin contents in rice endosperm during its development. *Acta Agron Sin*, 2004, 30(1): 11-17.
- [57] Bellaire B A, Carmody J, Braud J, Gossett D R, Banks S W, Cranlucas M, Fowler T E. Involvement of abscisic acid-dependent and-independent pathways in the upregulation of antioxidant enzyme activity during NaCl stress in cotton callus tissue. *Free Radical Res*, 2000, 33(5): 531-545.
- [58] Guan L. Cis-elements and transactors that regulate expression of the maize Cat1 antioxidant gene in response to ABA and osmotic stress:  $H_2O_2$  is the likely intermediary signaling molecule for the response. *Plant J*. 2000, 22(2): 87-95.
- [59] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, 53: 247-273.
- [60] Yang J C, Liu K, Zhang S F, Wang X M, Wang Z Q, Liu L J. Hormones in rice spikelets in responses to water stress during meiosis. *Acta Agron Sin*, 2008, 34(1): 111-118.
- [61] Yang J C, Zhang H, Zhang J H. Root morphology and physiology in relation to the yield formation of rice. *J Integr Agric*, 2012, 11(6): 920-926.
- [62] 褚光, 展明飞, 朱宽宇, 王志琴, 杨建昌. 干湿交替灌溉对水稻产量与水分利用效率的影响. 作物学报, 2016, 42(7): 1026-1036.  
Chu G, Zhan M F, Zhu K Y, Wang Z Q, Yang J C. Effects of alternate wetting and drying irrigation on yield and water use efficiency of rice. *Acta Agron Sin*, 2016, 42(7): 1026-1036. (in Chinese with English abstract)
- [63] 秦华东, 江立庚, 肖巧珍, 徐世宏. 水分管理对免耕抛秧水稻根系生长及产量的影响. 中国水稻科学, 2013, 27(2): 209-212.  
Qin H D, Jiang L G, Xiao Q Z, Xu S H. Effect of moisture management on rice root growth and rice grain yield at different growth stages under no tillage. *Chin J Rice Sci*, 2013, 27(2): 209-212. (in Chinese with English abstract)
- [64] 杨菲, 谢小立. 稻田干湿交替过程生理生态效应研究综述. 杂交水稻, 2010, 25(5): 1-4.  
Yang F, Xie X L. Research advances of ecological and physiological effects of alternate wetting and drying in paddy field. *Hybrid Rice*, 2010, 25(5): 1-4. (in Chinese with English abstract)
- [65] 徐国伟, 吕强, 陆大克, 王贺正, 陈明灿. 干湿交替灌溉耦合施氮对水稻根系性状及籽粒库活性的影响. 作物学报, 2016, 42(10): 1495-1505.  
Xu G W, Lv Q, Lu D K, Wang H Z, Chen M C. Effect of wetting and drying alternative irrigation coupling with nitrogen application on root characteristic and grain-sink Activity. *Acta Agron Sin*, 2016, 42(10): 1495-1505. (in Chinese with English abstract)
- [66] 张耗, 剧成欣, 陈婷婷, 曹转勤, 王志琴, 杨建昌. 节水灌溉对节水抗旱水稻品种产量的影响及生理基础. 中国农业科学, 2012, 45(23): 4782-4793.  
Zhang H, Ju C X, Chen T T, Cao Z Q, Wang Z Q, Yang J C. Effect of water-saving irrigation on the grain yield of water-saving and drought-resistance rice and its physiological bases. *Sci Agric Sin*, 2012, 45(23): 4782-4793. (in Chinese with English abstract)
- [67] 徐国伟, 孙会忠, 陆大克, 王贺正, 李友军. 不同水氮条件下水稻根系超微结构及根系活力差异. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(3): 811-820.  
Xu G W, Sun H Z, Lu D K, Wang H Z, Li Y J. Differences in ultrastructure and activity of rice roots under different irrigation and nitrogen supply levels. *Plant Nutr Fert Sci*, 2017, 23(3): 811-820. (in Chinese with English abstract)
- [68] 卞金龙, 蒋玉兰, 刘艳阳, 冯咏芳, 刘贺, 夏仕明, 刘立军. 干湿交替灌溉对抗旱性不同水稻品种产量的影响及其生理原因分析. 中国水稻科学, 2017, 31(4): 379-390.  
Bian J L, Jiang Y L, Liu Y Y, Feng Y F, Liu H, Xia S M, Liu L J. Effects of alternate wetting and drying irrigation on grain yield in rice cultivars with different drought resistance and its physiological mechanism. *Chin J Rice Sci*, 2017, 31(4): 379-390. (in Chinese with English abstract)
- [69] 刘凯, 叶玉秀, 唐成, 王志琴, 杨建昌. 水稻籽粒中乙炔和 ACC 对土壤水分的反应及其与籽粒灌浆的关系.

- 作物学报, 2007, 33(4): 539-546.
- Liu K, Ye Y X, Tang C, Wang Z Q, Yang J C. Responses of ethylene and ACC in rice grains to soil moisture and their relation to grain filling. *Acta Agron Sin*, 2007, 33(4): 539-546. (in Chinese with English abstract)
- [70] 刘艳, 孙文涛, 宫亮, 蔡广兴. 水分调控对水稻根际土壤及产量的影响. *灌溉排水学报*, 2014, 33(2): 98-100.
- Liu Y, Sun W T, Gong L, Cai G X. Effects of water regulation on rhizosphere soils and yield of rice. *J Irrig Drain*, 2014, 33(2): 98-100. (in Chinese with English abstract)
- [71] 徐国伟, 陆大克, 孙会忠, 王贺正, 李友军. 干湿交替灌溉与施氮耦合对水稻根际环境的影响. *农业工程学报*, 2017, 33(4): 186-194.
- Xu G W, Lu D K, Sun H Z, Wang H Z, Li Y J. Effect of alternative wetting and drying irrigation and nitrogen coupling on rhizosphere environment of rice. *Trans Chin Soc Agric Eng*, 2017, 33(4): 186-194. (in Chinese with English abstract)
- [72] 褚光, 杨凯鹏, 王静超, 张耗. 水稻根系形态与生理研究进展. *安徽农业科学*, 2012, 40(9): 5097-5101.
- Chu G, Yang K P, Wang J C, Zhang H. Research progress on root morphology and physiology of rice. *J Anhui Agric Sci*, 2012, 40(9): 5097-5101. (in Chinese with English abstract)
- [73] 李华, 张玉屏, 杨艳萍, 朱德峰. 土壤水分状况对水稻表层根系和产量的影响. *干旱地区农业研究*, 2006, 24(1): 96-99.
- Li H, Zhang Y P, Yang L P, Zhu D F. Effects of soil moisture on superficial roots and yield of rice. *Agric Res Arid Areas*, 2006, 24(1): 96-99. (in Chinese with English abstract)
- [74] 张凤翔, 周明耀, 周春林, 钱晓晴. 水肥耦合对水稻根系形态与活力的影响. *农业工程学报*, 2006, 22(5): 197-200.
- Zhang F X, Zhou M Y, Zhou C G, Qian X Q. Effects of water and fertilizer coupling on root morphological characteristics and activities of rice. *Trans Chin Soc Agric Eng*, 2006, 22(5): 197-200. (in Chinese with English abstract)
- [75] 吴建峰, 林先贵. 土壤微生物在促进植物生长方面的作用. *土壤*, 2003, 35(1): 18-21.
- Wu J F, Lin X G. Effects of soil microbes on plant growth. *Soil*, 2003, 35(1): 18-21. (in Chinese with English abstract)
- [76] 陶龙兴, 王熹, 黄效林, 闵绍楷, 程式华. 水稻灌浆期间土壤含水量对根系生理活性的影响. *中国农业科学*, 2004, 37(11): 1616-1620.
- Tao L X, Lin X G, Huang X L, Min S H, Cheng S H. Effects of soil moisture content on physiological activity of rice root system during filling stage. *Sci Agric Sin*, 2004, 37(11): 1616-1620. (in Chinese with English abstract)
- [77] 俞双恩, 王士恒. 控制灌溉条件下水稻的群体特征. *灌溉排水学报*, 1997(2): 20-23.
- Yu S E, Wang S H. The colony characteristics of rice under control irrigation condition. *J Irrig Drain*, 1997(2): 20-23. (in Chinese with English abstract)
- [78] 黄文江, 白善军, 黄义德, 王永久, 张玉屏. 水稻旱作条件下灌溉特性的研究. *安徽农学通报*, 2000, 6(1): 35-37.
- Huang W J, Bai S J, Huang Y D, Wang Y J, Zhang Y P. Studies on grain filling characteristics of rice under dry cultivation. *Anhui Agric Sci Bull*, 2000(1): 35-37. (in Chinese with English abstract)
- [79] 王熹, 陶龙兴, 黄效林, 闵绍楷, 程式华. 灌溉稻田水稻旱作法研究: 水稻的生育与生理特性. *中国农业科学*, 2004(9): 1274-1281.
- Wang X, Tao L X, Huang X L, Min S H, Cheng S H. Study on non-flooding farming technique in irrigated paddy field: physiological and developmental characteristics of rice. *Sci Agric Sin*, 2004(9): 1274-1281. (in Chinese with English abstract)
- [80] 梁森, 韩莉, 李慧娟, 连伟. 水稻旱作栽培方式及调亏灌溉指标试验研究. *干旱地区农业研究*, 2002(2): 13-19.
- Liang S, Han L, Li H X, Lian W. Study on rice cultivation method and regulated deficit irrigation index. *Agric Res Arid Areas*, 2002(2): 13-19. (in Chinese with English abstract)