

根修剪对黄土旱塬冬小麦 (*Triticum aestivum*) 根系分布、根系效率及产量形成的影响

马守臣^{1,2}, 徐炳成², 李凤民^{2,3,*}, 黄占斌⁴

(1. 河南理工大学 测绘与国土信息工程学院, 河南焦作 454000;

2. 中国科学院水利部水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100;

3. 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000; 4. 中国矿业大学环境与化学工程学院, 北京 100083)

摘要:通过田间试验研究了不同时期根修剪处理对冬小麦 (*Triticum aestivum*) 根系大小与分布、根系效率、水分利用效率及产量形成的影响。设置 4 个根修剪处理: 越冬期小剪根 (WS)、越冬期大剪根 (WB), 返青期小剪根 (GS)、返青期大剪根 (GB), 未剪根小麦作为对照 (CK)。结果表明, 到花期时, 各根修剪处理小麦的在 0~120cm 总根量均显著小于对照。与对照相比各根修剪处理主要是显著地减少了上层土壤中的根量。但 WS 和 GS 两小剪根处理和对照相比在中层土壤中有较大的根量; 花后各处理小麦旗叶的气孔导度和蒸腾速率均显著大于对照。这说明根修剪处理减少了小麦表层的根量, 从而削弱了表土干旱信号对作物与外界气体交换的抑制作用。花期时各根修剪小麦的净光合速率均显著高于对照, 而单位面积上的根呼吸速率均显著小于对照, 根修剪处理提高了小麦的根系效率, 使更多的光合产物用于籽粒生产, 从而提高了小麦的收获指数。根修剪还提高了小麦的水分利用效率, 其中 WS、WB、GS 处理的水分利用效率显著高于对照。但是 GB 处理的水分利用效率却没有显著提高。因此, 本研究进一步证明了由不同年代品种得到的推测, 认为在旱地农业中, 通过遗传育种或采用适当农艺措施优化根系分布, 既可以减少生长前期作物对水分的过度消耗, 又能够削弱花后表土过度干旱对作物生长抑制作用, 同时降低根系对同化产物的消耗, 对作物产量及水分利用效率的提高具有积极的作用。

关键词:冬小麦; 根修剪; 根系效率; 水分利用效率

文章编号: 1000-0933(2008)12-6172-08 中图分类号: Q142 文献标识码: A

Effect root pruning on root distribution, root efficiency and yield formation of winter wheat in Loess Plateau

MA Shou-Chen^{1,2}, XU Bing-Cheng², LI Feng-Min^{2,3,*}, HUANG Zhan-Bin⁴

1 School of Surveying and Land Information Engineering, Henan Polytechnic University, Jiaozuo 454000, China

2 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

3 MOE Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

4 School of Chemical and Environmental Engineering, China University of Mining & Technology, Beijing 100083, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(12): 6172 ~ 6179.

Abstract: A field experiment was conducted to study effects of root pruning at different growth stages on root distribution,

基金项目:中国科学院“百人计划”择优支持资助项目 (C24016200); 中国科学院“西部之光”人才培养计划资助项目 (2006YB01)

收稿日期:2007-07-21; **修订日期:**2007-12-14

作者简介:马守臣 (1972~), 男, 河南辉县人, 博士, 主要从事农业生态环境和节水研究. E-mail: mashouchen@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fmli@lzu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by “Hundred-Talent-Person Program” (No. C24016200) and “Talent Training Project in West China” Program of Chinese Academy of Sciences

Received date:2007-07-21; **Accepted date:**2007-12-14

Biography: MA Shou-Chen, Ph. D., mainly engaging in farmland ecological environment and water saving. E-mail: mashouchen@126.com

root efficiency, yield and water use efficiency (WUE) of winter wheat. The experiment was carried out from October 2005 to June 2006 in the dry tableland on Loess Plateau. Plants were subjected to four treatments: (1) the secondary lateral roots at one side were partially cut off during over-wintering stage (WS), (2) the secondary lateral roots at both sides were partially cut off during over-wintering stage (WB), (3) the secondary lateral roots at one side were partially cut off during jointing stage (GS), (4) the secondary lateral roots at both sides were partially cut off during jointing stage (GB). The intact plants without any cutting were taken as the control (CK). Results showed that all root pruning treatments had significantly less total root biomass than CK in 0–120cm soil layer at flowering stage. Root pruning reduced significantly root biomass of winter wheat in the upper soil layer (0–20cm). Both WS and GS treatments had more root biomass than CK in the middle-layer (40–80cm). All root pruning treatments had significantly higher stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (Tr) than CK after anthesis, which suggested that root pruning weaken the effects on gas exchange by drought signal from roots in the top soil through reducing root biomass. At flowering stage, all root pruning treatments had significantly higher photosynthesis and significantly lower root respiration rate compared to CK. Therefore, root pruning improved root efficiency, ensured more photosynthate allocation into grain and increased the harvest index of winter wheat. WUE in WS, WB and GS treatments were significantly higher compared to CK. But WUE in GB treatment was not significantly improved compared to CK. The current study approved the speculation from different wheat cultivars that by optimizing root system distribution soil water consumption in the early growing stage is reduced. Further, negative effects on growth by root drought signal from the top soil after anthesis are weakened, and reduced root respiration favours yield and WUE improvement of winter wheat in arid and semi-arid area.

Key Words: winter wheat; root pruning; root efficiency; water use efficiency (WUE); dryland

在半干旱雨养农业区,水资源短缺,植物个体间竞争最强烈的环境资源是土壤水分。受长期自然选择的影响,半干旱区植物一般都具有庞大的根系。一般认为较大根系有利于植物体获得更多水分和养分^[1],部分育种策略就是主张选择根系大的个体^[2]。但对不同年代小麦品种研究发现,具有较小根系的现代春小麦品种比大根系的老品种有较高的籽粒产量^[3~5]。根据生活史进化对策理论中的权衡思想,光合产物向某一功能器官分配的增加必然导致向其它功能器官的分配减少^[6]。在一定条件下增加根量,能够抗旱增产,但并非根系越多越好。当光合产物过多地用于根系时,分配到冠部的必然减少。

另外,根系在时间和空间上的发育状况决定了作物在其生长期对水分和养分的吸收利用能力,从而直接影响地上部分的生长和最终的产量水平。在旱作农业区,籽粒产量和水分利用效率(WUE)的提高是两个同等重要的目标,然而由于WUE受多种因素影响,在确定控制作物WUE的主要形态和生理性状,定向培育高WUE品种仍然比较困难^[7]。Siddique等^[8]在分析了小麦现代新品种和过去老品种根系分布后认为,现代品种产量、收获指数和水分利用效率提高的最重要的原因是减少了土壤表层中根系分布。近几年针对根冠关系与水分利用效率的研究也发现,小麦在从二倍体向六倍体进化过程中减少了根系,提高了水分利用效率^[9,10]。但是,以上针对根系与产量、水分利用效率的关系的结果均是来自于对不同品种的研究,而这些品种间可能具有不同的遗传背景,那么,造成产量、水分利用效率的增高的原因是因为品种的选育减少了根系,优化了根系分布,还是由是品种间不同的基因决定呢?本研究旨在通过田间试验,在越冬和返青期对冬小麦进行根修剪处理,影响根系的生长发育进而影响根系大小、分布,在同一遗传背景下研究根系大小、分布与产量形成、水分利用效率关系,以期于干旱区作物水分有效利用和抗旱育种研究提供新的思路。

1 材料与方法

1.1 试验地点自然条件

试验地位于黄土高原中部的陕西省长武县洪家乡王东村中国科学院长武生态试验站,地理位置 107°40' 30"E, 35°14'30"N, 海拔 1200m, 本区属暖温带半湿润易旱气候区, 年均降水 584mm, 年均气温 9.1℃, ≥10℃的

积温 3029℃,无霜期 171d。试验布置在未进行灌溉的旱作农耕地上。试验地平坦宽阔,黄土堆积深厚,土壤为黄粘黑垆土。

1.2 试验材料与设计

试验品种为旱作冬麦品种长武 135 号,试验于 2005 ~ 2006 年进行,小区面积 9m²,小区间间隔 60cm,3 次重复,随机区组设计。亩施磷酸二铵(含 N 量 18%,含 P₂O₅量 46%) 40kg,所有肥料在播种时作为底肥 1 次施入。冬小麦于每年 9 月 20 日播种,播种方式为人工点播,每小区播 9 行,行距 20cm,每行播 220 粒,出苗后定苗 180 基本苗。

根修剪分别于越冬期(12 月 15 日)、返青期(3 月 2 日)进行,根修剪时在距基部 3cm 处,用长 25cm、宽 3cm、带刻度标记的单面刀,垂直下切 10cm,去掉部分侧生根。设置 4 个根修剪处理:越冬期小剪根(WS)、越冬期大剪根(WB),返青期小剪根(GS)、返青期大剪根(GB),未剪根小麦作为对照(CK)。小剪根在植株一侧去掉部分侧生根;大剪根在植株两侧去掉部分侧生根。

1.3 测定方法

在开花期测定根量,采用直径为 7cm 土钻取样,每小区行上打 2 钻,行间打 2 钻,各钻每 20 cm 分层取样,至 120 cm 深处。所取根土样用 400 目尼龙网过滤冲洗,洗去泥土后移入玻璃器皿再用清水漂洗,仔细除去草根杂物,在 105℃ 下快速杀死 0.5h,在恒温 75℃ 下烘干 12h,称重。收获时在各小区中间取 1.0 m²测定单位面积的成穗数、籽粒产量和地上生物量。每小区取 20 茎测穗重、穗粒重等,并计算收获指数。

根呼吸速率、光合速率、冠层透光率和蒸腾速率测定 于返青期、拔节期、花期晴朗的 10:00 ~ 11:00,使用 Licor-6400 光合仪测定小麦旗叶光合速率、气孔导度、蒸腾速率以及根呼吸速率等。于花期 11:00 点左右测定小麦各叶位的有效光辐射,冠层透光率计算:

$$\text{透光率}(\%) = \text{某一叶位的有效光辐射} / \text{旗叶位的有效光辐射} \times 100\%$$

水分利用效率计算:

$$\text{水分利用效率}(\text{kg hm}^{-2}\text{mm}^{-1}) = \text{单位面积籽粒产量} / \text{耗水量}$$

式中,耗水量为播种与收获时 0 ~ 200cm 土壤水分的差值加上生育期的降雨量

2 结果与分析

2.1 根系生物量的分布

不同的根修剪处理对小麦根系在土壤剖面分布的影响是不同的,土壤表层 0 ~ 20cm 内,对照根量最大,显著大于各根修剪处理,而根修剪处理中 GB 处理的根量最小(表 1)。在 20 ~ 40cm 土层内 WS 处理的根量最大、其次为 WB 和 CK,GB 处理最小;在 40 ~ 60cm 土层内 WS 处理的根量最大,其次为 GS 处理;在 60 ~ 80cm 土层,GS 处理有最大的根量。在大于 80cm 的土层,GB 处理的根量最小,显著小于 CK 和 WS 处理。在 0 ~ 120cm 土层的总根量,对照总根量为最大,其次为 WS、WB 和 GS 处理,GB 处理最小,各根修剪处理的总根均显著小于对照。

表 1 各处理在不同土层的根量(g m⁻²)

Table 1 Root biomass (g m⁻²) of different treatments in different soil layers

土层深度(cm) Soil depth	CK	WS	WB	GS	GB
0 ~ 20	199.58a	169.52b	156.65c	166.87b	144.26d
20 ~ 40	49.38a	50.14a	49.96a	46.530b	43.57c
40 ~ 60	28.11b	30.94a	27.20b	30.54a	28.29b
60 ~ 80	21.99c	23.49b	24.08ab	24.65a	23.75b
80 ~ 120	20.32a	20.62a	19.48ab	19.73ab	18.45b
总量 Total	320.40a	294.70b	277.38b	288.32b	258.32c

同一行中不同的大、小写字母分别表示在 $p=0.01$ 和 $p=0.05$ 水平上差异显著 Different uppercase and lowercase letters in the same row imply that there is a significant difference at $p=0.01$ and $p=0.05$

2.2 群体动态和花期冠层内透光率

在越冬期和返青期进行根修剪后,导致了较小、较晚产生的分蘖早亡,也抑制了新生分蘖的形成,到拔节期结束和花期各根修剪小麦的群体数量均显著少于对照。根修剪也均不同程度地减少了单位面积的成穗数。但由于根修剪抑制了晚生分蘖的形成,限制了最大群体的数量,因此显著提高了分蘖成穗率(表2)。根修剪处理还改善了冠层内的光照条件,使冠层内透光度增强。花期时各修剪处理小麦的倒二叶和倒三叶位的透光率均显著高于对照(图1)。因此,根修剪小麦下部叶片的光能利用率提高,改善了花后物质生产条件,为产量和经济系数的提高创造了条件。

表2 不同处理小麦的群体动态及成穗率

Table 2 Population dynamics and spike-formed rate of different treatments

项目 Item	Ck	WS	WB	GS	GB
拔节期 Jointing stage($\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$)	1665a	1453b	1354c	1384bc	1272d
花期 Flowering stage($\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$)	949a	832b	794c	782c	692d
成穗数 Spike number($\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$)	684a	664ab	655b	645b	566c
成穗率 Spike-formed rate(%)	41.08c	45.70b	48.38a	46.60b	44.50b

同一行中不同的字母表示在 $p=0.05$ 水平上有差异显著 Different letters in the same row imply that there is a significant difference $p=0.05$

2.3 气孔导度和蒸腾速率

在返青-拔节期 WS 处理的气孔导度和蒸腾速率为最高,GB 处理的气孔导度和蒸腾速率为最低,GS、GB 显著低于 CK、WS、WB 处理,CK、WS、WB 间气孔导度和蒸腾差别不显著(表3)。这表明返青期根修剪对小麦造成的伤害在早期抑制了小麦的气体交换,而越冬期根修剪对根系的伤害,在拔节期时已经表现不明显。花期-灌浆期各根修剪处理的气孔导度和蒸腾速率均显著大于对照。

2.4 光合作用和根呼吸

各处理的小麦的花期旗叶光合速率表现为:GS > GB > WS > WB > CK,且各根修剪处理均显著大于对照。

花期单位面积上的根呼吸速率表现为:CK > WS > WB > GS > GB,对照小麦的根呼吸速率显著大于各根修剪处理(图2)。对作物生产而言,根系效率取决于根系吸收水分获取干物质生产的能力同根系对同化产物的消耗之比。以光合速率和根呼吸速率的比值(Pn/R_{root})来评价各处理的根系效率。花期时各处理的根系效率表现为:GB > GS > WB > WS > CK,对照的根系效率最小,GB 处理根系效率最大。

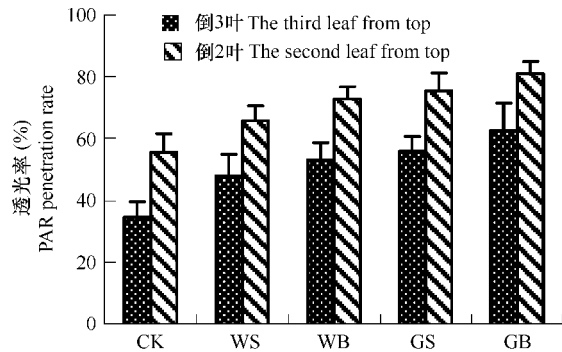


图1 花期时各处理小麦的冠层内的透光率

Fig. 1 PAR penetration rate of different treatments at the flowering stage

表3 各处理的气孔导度和蒸腾速率

Table 3 Stomatal conductance (G_s) and transpiration (T_r) of different treatments

处理 Treatments	返青-拔节期 Returning green-Jointing stage		花期-灌浆期 Flowering-Filling stage	
	气孔导度 G_s	蒸腾速度 T_r	气孔导度 G_s	蒸腾速度 T_r
CK	232a	4.7a	181b	3.62b
WS	247a	4.7a	232a	5.17a
WB	229a	4.2a	221a	5.02a
GS	192b	3.2b	245a	6.61a
GB	165c	2.9b	234a	5.76a

同一列中不同的字母分别表示在 $p=0.05$ 水平上差异显著 Different letters in the same row implies that there is a significant difference $p=0.05$

2.5 产量性状、收获指数及水分利用效率

根修剪均不同程度地减少的单位面积的成穗数,提高了穗粒重,和对照相比 GB 处理有最小的群体数量

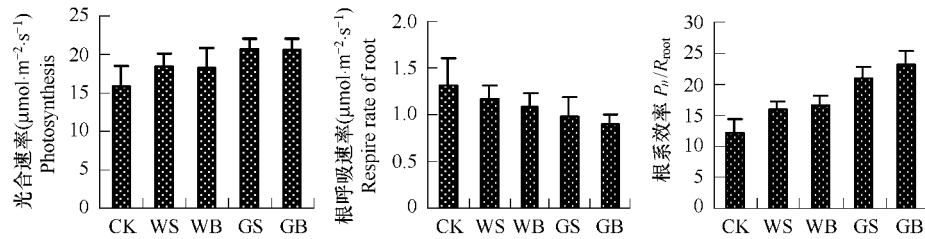


图2 各处理的光合速率、根呼吸速率和根系效率

Fig. 2 Leaf photosynthesis (P_n), root respiration rate (R_{root}) and root efficiency of different treatments

和最高的穗粒重。而 WS 处理的产量最高,显著大于对照和 GB 处理。GB 处理由于单位面积穗数损失严重,最终产量显著下降。WS 处理的收获指数也是最高为 0.46,显著大于对照(0.42)。地上生物量对照为最高显著大于 WB、GS、GB 处理(表 4)。各处理的籽粒产量水平水分利用表现为,WS > GS > WB > GB > CK, WS、WB、GS 处理的水分利用效率显著大于对照。GB 处理水分利用效率和对照相比,虽有提高但不显著。

表 4 各处理的产量性状和收获指数

Table 4 Harvest index and yield traits of different treatments

性状 Traits	CK	WS	WB	GS	GB
穗数 SN (10^4 hm^{-2})	684a	664ab	655b	645b	566c
数粒重 KWS (g)	0.92b	1.02a	0.98a	1.00a	1.04a
产量 Yield (kg hm^{-2})	6266b	6800a	6600ab	6400ab	5917c
地上重 SDW (kg hm^{-2})	14799a	14800a	14433ab	14100b	13217c
收获指数 HI	0.42bc	0.46a	0.45ab	0.46a	0.45ab
水分利用效率 WUE ($\text{kg hm}^{-2} \text{ mm}^{-1}$)	22.26c	25.3a	24.6ab	24.1ab	23.82bc

同一行中不同的字母分别表示在 $p = 0.05$ 水平上差异显著 Different letters in the same row implies that there is a significant difference $p = 0.05$; KWS: Kernel weight per spike; SDW: Shoot dry weight; SN: Spike number

3 讨论

作物根系的生长除受遗传因素的影响外,还受到环境和竞争等因素的制约^[11]。有时,环境的影响甚至会大于遗传的作用^[12]。在半干旱地区,采取合理的农艺措施影响根系生长,促进作物根系合理分布,来提高作物产量和水分利用效率一直是该地区农业研究的重要内容。研究表明,通过合理的供水和施肥方式改变作物根系的生长发育和促进根系进行合理的分布,能够有效地达到提高水分利用效率和产量的目的^[13-16]。而石岩等田间中耕试验研究也发现通过冬前中耕断根可减少上层根量,增加中、下层根系的根量,从而减少根系冗余、优化根系分布,最终使产量提高^[17]。本研究中对花期根系在土壤剖面分布进行测定发现,四种根修剪处理均减少了土壤表层的根量,WS 和 GS 处理中还增加了中层的根量,但对下层根量没有显著影响。植物的地上、地下部分需要形成特定的根冠比才能始终保持着动态平衡^[18],根修剪后短时间内根冠平衡被打破,必定影响植物的生长。从气孔导度和蒸腾看来,在返青-拔节期,GS 和 GB 处理的气孔导度、蒸腾和对照相比显著下降。说明根修剪初期由于根系总量突然减少,原有根冠平衡被打破,因此小麦的生理活性受到抑制;而越冬期的根修剪 WS 和 WB 处理小麦由于根冠比的逐渐恢复,气孔导度、蒸腾在这返青-拔节期和对照相比没有显著差异。根修剪后短时间内气孔导度下降的原因,首先可能是根量的突然减少影响了吸水和失水的平衡,导致气孔导度下降;其次是合成的 CTK 和乙酰胆碱总量减少,由于 CTK 和乙酰胆碱主要源于根系,伤根后根系总量减少,合成的 CTK 和乙酰胆碱总量减少,这会使叶片 CTK 和乙酰胆碱浓度下降,CTK 和乙酰胆碱对气孔开放有诱导作用,CTK 和乙酰胆碱浓度降低后,这种诱导作用必然下降^[19]。另外,根修剪对根系的伤害会促进 ABA 合成,ABA 是诱导气孔关闭的因素^[20],根修剪后气孔导度也可能因此而降低。根的切除引起气孔关闭和蒸腾速率下降,但侧根的生成又逐渐使气孔开放和蒸腾速率恢复到原有的水平^[21,22]。因此,越冬期

根修剪 WS、WB 处理的小麦,在返青-拔节期气孔导度和蒸腾能恢复到对照水平。

余松烈等通过田间试验指出,中耕断根处理近期效应是对小麦群体和单株分蘖有抑制作用,远期效应是可在一定程度上促进有效蘖的生长,最终提高粒重和产量^[23]。柴世伟等的研究也表明适度伤根对植物生长是先抑制后促进,最终提高粒重和产量^[24]。从水分吸收的角度看,在土壤水分状态较好,部分根系吸收的水已能够满足正常需要时,如果全部根系都在大量吸水,势必增大对地上部的供水强度和供水量,提高叶片蒸腾强度,使水分大量散失。特别是在土壤水分一定的条件下,花前耗水过多,将导致花后土壤墒情恶化,不利于水分利用效率和产量的提高。相反,如果有更多的水分留在花后利用,则有利于延长灌浆期,对作物生产有利^[25]。在黄土旱塬冬麦区,如果在水分充足的生长前期去掉部分根系,适当限制作物的生长,以减少前期水分消耗使更多水分留在花后利用,将对作物产量的提高是有利的。本研究中根修剪后短时期内由于吸水、失水平衡被打破,小麦生理活性及生长发育受到抑制,导致了较小、较晚产生的分蘖早亡,也抑制了新生分蘖的形成,因此,拔节后群体数量显著下降。而群体数量的减少,使冠层内的光照条件得到改善,群体和个体的关系更为协调,群体结构更为合理,为花后物质生产和经济系数的提高创造了条件。

根系是土壤干旱的最早感知者,当植物根系受旱时,根系可以产生一种化学信号,经木质部传递到地上部分,使气孔导度降低,抑制蒸腾作用^[26]。Jensen 等指出,羽扇豆(*Lupinus luteus* L.)的气孔导度随干土层中根量的减少而线性降低,表现出明显的根信号现象^[27]。在田间栽培的条件下,土壤干旱从上向下逐渐减弱,上层土壤中根系积累的 ABA 量就会高于下层土壤中的根系,上层根系过多将会有大量的 ABA 运到叶片使气孔阻力增大。Blum 等研究表明上层根少、下层根多的品种对土壤干旱和根化学信号敏感性较低;而上层根多、下层根少的品种则表现出较高的根信号敏感性,气孔导度显著降低,影响了光合作用,限制了植物的生产能力,最终产量显著低于前者^[28]。因此,在深层土壤中尚保留许多可利用水的情况下,浅层根系量的减少是对作物有益的^[29]。在黄土高原地区,冬小麦主要生长季节特别生育后期干旱少雨,上层土壤经常处于较为干旱的状态,而深层土壤尚贮有较多的可供作物生长利用的水分。本研究在田间条件下进行根修剪处理,减少的主要是上层土壤中的根系,这在小麦生长后期表土干旱条件下对根化学信号的产生有重要抑制作用。上层根量的减少意味着产生根化学信号的位点就少,相当于减少了 ABA 的主要合成“源”,因而将减少根系向叶片供给 ABA 的数量,使气孔阻力减少。因此,花期时各根修剪处理的气孔导度均显著高于对照;而对照处理由于表层根量较大,产生干旱信号较多,使气孔导度明显降低,影响了光合作用的进行。

庞大根系的构建需要大量的光合产物,而维持这些根系则需要更多的光合产物^[30]。在根系消耗同化产物的 3 个途径中(呼吸、器官构建和有机碳的分泌),根呼吸是主要的同化产物消耗途径,作物日光合固碳总量的 50% 左右通过根呼吸消耗掉^[31,32]。因此,减少作物无益的碳损耗将是提高作物产量的重要途径之一^[33]。本研究中花后单位面积的根呼吸速率与对照相比显著下降,根呼吸耗碳的减少使更多的同化产物分配到地上部分,向繁殖器官分配的光合物质增多,因此,各根修剪处理的粒重和收获指数增加,且 WS 处理的产量也显著增加。而 WB、GS、GB 处理由于根修剪程度较大、时期较晚,显著影响了群体数量,产量并没有显著提高。

在黄土高原半干旱地区,土壤水分主要受降雨的直接影响,而降水的稳定性很低,年变率和季节变率很大,导致土壤水分状况也出现剧烈的波动,这是长期以来黄土高原半干旱地区作物产量低而不稳的主要原因。从根信号的角度考虑,由于这些地区生育后期表层土壤干旱,产生的干旱信号抑制了作物的生长,而在深层土壤尚有可供作物生长充分利用的水分条件。因此,充分有效利用深层土壤含水量(100 ~ 200 cm 土壤层次)是提高小麦生产力的重要途径。在这种条件下通过遗传育种和采用有效农艺措施减少表层根系、适当增加深层根系,削弱后期表土干旱根信号对作物生长发育的抑制作用,使其保持较为旺盛的生长活力,将有利于水分利用效率和作物产量的提高。

References:

- [1] Kramer P J. Plant and soil water relationships: a modern synthesis. McGraw-Hill, New York, NY, 1969. 482.

- [2] Hurd E A. Phenotype and drought tolerance in wheat. *Agric. Meteorol*, 1974, 14: 39—45.
- [3] Zhang R, Zhang D Y, Yuan B Z. A study on the relationship between competitive ability and productive performance of spring wheat in semiarid regions of loess plateau. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, 23: 205—210.
- [4] Zhang R, Zhang D Y. A Comparative study on root redundancy in spring wheat varieties released in different years in semi-arid area. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24: 298—303.
- [5] Li L H, Chen S B. Study on Root Function Efficiency of Spring Wheat Under Different Moisture Condition. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35: 867—871.
- [6] Zhang D Y, Wang G. Evolutionarily stable reproductive strategies in sexual organisms: an integrated approach to life history evolution and sex allocation. *American Naturalist*, 1994, 144: 65—75.
- [7] Shan L. Development trend of dry-land farming technologies. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35 (7): 848—855.
- [8] Siddique K H M, Belford R K, Tennant D. Root: shoot ratio of old and modern, tall and semidwarf wheat in a Mediterranean environment. *Plant and Soil*, 1990, 121: 89—98.
- [9] Zhang S Q, Shan L, Deng X P. Relation between growth of root system and water use efficiency during the evolution process. *Chinese Science Bulletin*, 2002, 47: 1327—1331.
- [10] Li Y Y, Zhang S Q, Shao M A. Interrelationship between water use efficiency and nitrogen use efficiency of different wheat evolution materials. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14 (9): 1478—1480.
- [11] Entz M H, Gross K G, Fowler D B. Root growth and soil water extraction by winter and spring wheat. *Canadian Journal of Plant Science*, 1992, 72: 1109—1120.
- [12] Pearson R W. Significance of rooting pattern to crop production and some problems of root research. In: Carson, E. V. ed. *The plant root and its environment*. Charlottesville: University Press of Virginia, 1974. 247—270.
- [13] Wang S F, Zhang X Y, Pei D. Impacts of different water supplied conditions on root distribution, yield and water utilization efficiency of winter wheat. *Transactions of the CSAE*, 2006, 22 (2): 27—32.
- [14] Misra R K, Chaudhary T N. Effect of a limited water input on root growth, water use and grain yield of wheat. *Field Crops Research*, 1985, 10: 125—134.
- [15] Sharma B R. Effect of time and amount of first irrigation on the root distribution and fodder yield of oats. *Journal of Agricultural Science*, 1987, 108: 299—303.
- [16] Wang T C, Li F M, Wang J. Influence of water supply and phosphorus application in different depth on photosynthetic efficiency, dry matter partitioning and water use efficiency of spring wheat. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, 23 (2): 177—185.
- [17] Shi Y, Wei D B, Yu Z W. Effect of deep root cutting on post flowering root dry weight and yield of dryland high yield wheat. *Acta Agricultura Boreali-Sinica*, 1999, 14 (3): 91—95.
- [18] Jackson M. Are plants hormones involved in root to shoot communication? In: Callow J A ed *Advanced in Botanical Research*. Academic Press, London, UK, 1993. 103—187.
- [19] Yang H Q, Jie Y L. The relationship between remote control of root to canopy and water use efficiency in fruit tree. *Acta Horticulturae Sinica*, 2001, 28: 603—608.
- [20] Zhang J H. Accumulation of ABA in maize roots in response to root severing. *New Phytol*, 1994, 127: 309—314.
- [21] Wang H B, Wang X C, Lou C H. Relationship between acetylcholine and stomatal movement in *Vicia faba*. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41 (2): 171—175.
- [22] Wang Y Y, Zhou R, Zhou X. Endogenous levels of ABA and cytokinins and their relation to stomatal behavior in dayflower (*Commelina communis* L.). *J Plant Physiol*, 1994, 144: 45—48.
- [23] Yu S L, Qi X H, Liu X Y, *et al.* Studies on the effect on yield increase by deep cultivation- root cutting in winter wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 1985, 4: 30—35.
- [24] Chai S W, Liu W. Effect of root-cutting on leaf photosynthesis rate and water use efficiency of maize. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13: 1716—1718.
- [25] Li F M, Liu X L, Li S Q. Effects of early soil water distribution on the dry matter partition between roots and shoots of winter wheat. *Agriculture Water Management*, 2001, 49: 163—171.
- [26] Blum A, Sullivan C Y. The effect of plant size on wheat response to agents of drought stress. I. Root drying. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1997, 24: 35—41.
- [27] Jensen C R, Henson I E, Turner N C. Leaf gas exchange and water relation of lupins and wheat. II. Root and shoot water relations of lupins during drought-induced stomatal closure. *Austr J Plant Physiol*, 1991, 16: 415—428.

- [28] Blum A, Johnson J W. Wheat cultivars respond differently to a drying top soil and a possible non-hydraulic root signal. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44: 1149 — 1153.
- [29] Passioura J B. Roots and drought resistance. *Agricultural Water Management*, 1983, 7: 265 — 280.
- [30] McCree K J. Measuring the whole-plant daily carbon balance. *Photosynthetica*, 1986, 2: 82 — 93.
- [31] Lambers H, Atkin OK, Scheureater I. Respiratory patterns in root in relation to their function. In: Y Waisel, A Eshel, U Kafkafi, eds. *Plant Roots: The hidden half*. Marcel Dekker, New York, 1996. 323 — 362.
- [32] Liu H S, Li F M, Xu H. Carbon consumption of roots and its relationship to yield formation in spring wheat as affected by soil moisture. *Acta Phytocologic Sinica*, 2204, 28: 191 — 197.
- [33] Zhao F Q. The uninteresting growth of crops and economical principle of living beings. *Chinese Journal of Ecology*, 1996, 15(1): 32 — 34.

参考文献:

- [3] 张荣, 张大勇, 原保忠, 等. 半干旱区春小麦品种竞争能力与产量关系的研究. *植物生态学报*, 1999, 23: 205 ~ 210
- [4] 张荣, 张大勇. 半干旱区春小麦不同年代品种根系生长冗余的比较实验研究. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 298 ~ 303.
- [5] 李鲁华, 陈树宾. 不同土壤水分条件下春小麦品种根系功能效率的研究. *中国农业科学*, 2002, 35(7): 867 ~ 871.
- [9] 张岁岐, 山仑, 邓西平. 小麦进化中水分利用效率的变化及其与根系生长的关系. *科学通报*, 2002, 47(17): 1327 ~ 1331
- [10] 李秧秧, 张岁岐, 邵明安. 小麦进化材料水分利用效率与氮利用效率间相互关系. *应用生态学报*, 2003, 14(9): 1478 ~ 1480.
- [13] 王淑芬, 张喜英, 裴冬. 不同供水条件对冬小麦根系分布、产量及水分利用效率的影响. *农业工程学报*, 2006, 22(2): 27 ~ 32
- [16] 王同朝, 李凤民, 王俊, 等. 分层供水施磷对春小麦光合性能、同化产物流向和水分利用效率的影响. *植物生态学报*, 1999, 23(2): 177 ~ 185
- [17] 石岩, 位东斌, 于振文. 深耘断根对旱地高产小麦花后根系干重及产量的影响. *华北农学报*, 1999, 14(3): 91 ~ 95.
- [19] 杨洪强, 接玉玲. 果树根系对地上部分的调控及其与水分利用效率的关系. *园艺学报*, 2001, 28: 603 ~ 608
- [21] 王恒彬, 王学臣, 娄成后. 乙酰胆碱与蚕豆气孔运动的关系. *植物学报*, 1999, 41(2): 171 ~ 175
- [23] 余松烈, 亓新华, 刘希运, 等. 冬小麦深耘断根增产作用的研究. *中国农业科学*, 1985, 4: 30 ~ 35.
- [24] 柴世伟, 刘文兆, 李秧秧. 伤根对玉米光合作用和水分利用效率的影响. *应用生态学报*, 2002, 13(12): 1716 ~ 1718
- [32] 刘洪升, 李凤民, 徐昊. 不同水分条件下春小麦根系耗碳及其与产量形成的关系. *植物生态学报*, 2004, 28: 191 ~ 197.
- [33] 赵发清. 作物的生长冗余和生命体的节约原则. *生态学杂志*, 1996, 15(1): 32 ~ 34.