

土壤水分亏缺对春小麦根系干物质累积和分配的影响*

179-184

S512.101

郭安红 魏虹[✓] 李凤民*^{*} 赵松岭

(兰州大学干旱农业生态国家重点实验室 兰州 730000)

摘要 在人工气候室中进行实验,实施光、温自动控制,研究了土壤水分对春小麦根系干物质积累和分配的影响。3个处理是在春小麦整个生长发育期内土壤水分分别控制在田间持水量的30%、60%、90%。实验结果表明:在四叶一心~抽穗开花期间,3个处理气孔阻力逐渐降低,光合速率、蒸腾速率逐渐上升。其中,中等水分条件下蒸腾速率明显低于充分供水,而光合速率则接近或显著高于后者。抽穗~开花期,下层根长、根重中等水分处理显著高于其余两个处理;上层根长3个处理间虽无显著差异,但根重却随土壤含水量的增加而显著增加。中等水分处理有利于根系的生长发育,特别是下层根系的大量延伸在大田里将有利于作物利用深层土壤水分,挖掘生产潜力,提高生产力水平。

关键词 春小麦、根系、干物质分配、根信号、水分利用。

THE EFFECT OF SOIL WATER DEFICIENCY ON THE ACCUMULATION AND ALLOCATION OF ROOT BIOMASS OF SPRING WHEAT

GUO An-Hong WEI Hong LI Feng-Min ZHAO Song-Ling

(The State Key Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou, 73000, China)

Abstract An experiment was conducted in a plant growth chamber, in which light and temperature were controlled automatically. The soil water content was controlled to 30% (SD), 60% (LD) and 90% (CT) of the field water capacity. This experiment indicated that from the seedling stage to the heading and flowering stage, stomatal resistance in all treatments decreased, but the rate of photosynthesis and transpiration increased gradually. The rate of photosynthesis in LD treatment was similar to or significantly higher than that in CT, but the rate of transpiration in the former was significantly lower than that in the latter. From heading stage to flowering stage, root length and root weight in the deeper soil layer in LD treatment were significantly higher than those in the other two treatments, although root length in the upper layer was no significantly different among three treatments, but root weight in the upper layer was higher in the treatment with higher soil wa-

* 国家自然科学基金(39400019)和甘肃省中青年科学基金资助项目。

* * 通讯联系人 E-mail: fml@lzu.edu.cn

收稿日期:1996-10-10, 修改稿收到日期:1997-09-25。

ter content. All these results show that LD treatment is favorable to a deeper root system. It will be helpful to use soil water in the deeper layer, tap productivity and yield potential.

Key words spring wheat, root system, biomass allocation, root signal, water use.

在黄土高原半干旱地区,春小麦生长发育时期的降水量较少,特别是生长前期更是如此。“麦收隔年墒”是该地区春小麦水分利用的重要特点。充分合理地利用深厚黄土中储存的水分对春季作物的生长发育和产量形成是十分重要的^[1]。近年来对根信号研究指出^[2,3],在土壤出现一定程度的干旱时,植物根系迅速感知干旱,并将这种信号传递到地上部分,在叶片水分状况(叶水势和相对含水量)尚未发生改变时即主动降低气孔开度,降低叶片生长速率,抑制蒸腾作用,平衡植物一生中的水分利用。

Blum 等利用表层土壤干旱,深层土壤充分供水的分层处理系统诱导小麦根系产生根信号。它抑制了作物生长,减少了分蘖数和穗数,但每穗粒数却有所增加,最终籽粒产量并未下降^[3]。他们还用不同小麦品种实验表明^[4],上层根少,下层根多的品种表现出对土壤干旱敏感性较低;而上层根多下层根少的品种则表现出较高根信号敏感性,最终产量前者显著高于后者。Jensen 等人指出^[5],羽扇豆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。Gallardo 的研究表明,上部土壤干旱,但下部土壤中有充足水分供应时,羽扇豆气孔导度和叶气体交换参数不受根信号的影响^[6]。他认为干土层中根系产生的根信号被湿土层中根系吸收的水分所稀释,从而不足以影响气孔行为。

Tardieu 提出水信号和化学信号共同作用控制地上部分水分状况和气孔导度的模型^[7]。他认为木质部蒸腾流对根化学信号有稀释作用,同时气孔对根信号的敏感度随叶水势的增加而降低;气孔导度控制蒸腾流,反过来又受蒸腾流依赖(指蒸腾稀释作用)的根信号所控制,也就是说具有蒸腾流依赖的敏感性(water-flux-dependent sensitivity)。因而地上部对根信号的敏感度是和木质部中水分的迁移速度密切相关的。

本研究用盆栽试验使土壤保持不同湿度检测根信号的产生,探讨根信号同根系特征的关系及地上部分对根信号的敏感性,为作物合理利用土壤水分,调节根冠关系,提高作物产量提供理论依据。

1 材料和方法

本实验采用 25cm 直径,深 30cm 封底橡胶圆柱形桶,装土前在桶底埋一垂直塑料管并延伸至桶口,用于土壤通风和深层供水。桶内全部装熟土,取自本校生物园的耕作土,中上等肥力,黄中壤土。装土前用 Hoagland 全营养液拌土,并在出苗后 2d 用 Hoagland 营养液浇至田间持水量以保证土壤肥力足够。土壤容重为 $1.0\text{g}/\text{cm}^3$,田间持水量为 30%。

本实验在人工气候室中进行,光照和温度采用预定程序昼夜自动控制,模拟春小麦生长季内光温条件。出苗后到四叶一心期最低温为 12°C ,最高温为 20°C ;四叶一心以后,最低温为 18°C ,最高温为 25°C 。

春小麦品种采用定西 8275。于 1995 年 11 月 4 日播种,每桶 25~30 粒,播种深度 2cm,室外放置 4d 短期春化后,11 月 7 日放入人工气候室,9d 出苗,然后间苗,每桶留 24 株。

实验处理 (1)严重干旱处理(SD) 出苗 2 天后浇至田间持水量,然后不再浇水,至出苗后 24 天,土壤含水量低于田间持水量的 30%,植株出现萎蔫症状时恢复供水,并保持土壤水分含量高限为田间持水量的 30%;(2)中等干旱处理(LD) 出苗 2 天后浇至田间持水量后不再浇水,至出苗后 15 天,土壤含水量低于田间持水量 60%时恢复供水,按田间持水量的 60%作为土壤供水的高限,并保持土壤湿度不低于田间持水量的 50%;(3)充分供水(对照 CT) 出苗 2 天后浇至田间持水量后按田间持水量 90%为土壤供水的高限,保持低限不低于 80%。采用整桶称重法计算土壤含水量,并以小土钻取土柱测定土壤上下层含水量。

每个实验处理 6~8 个重复,随机区组排列。分别在出苗后 30d(拔节期)和出苗后 58d(抽穗-开花期)两次进行取根采样。两次采样期间每隔一周用美国 CID 公司出品的 CO_2 分析仪活体测定光合速率、蒸腾速率和气孔阻力。两次取根采样时测定项目有:叶相对含水量、叶水势(压力室法)、根系重量、根系长度(网格法)和地上部分生物量等指标。实验结果采用 t 测验和方差分析检验显著性。

2 实验结果

2.1 植株地上部分水分状况

3 个处理土壤含水量在出苗后 30 天和出苗 58 天均有显著差异(图 1),符合试验要求。在出苗后 30 天和 36 天(拔节期),叶相对含水量,叶水势在各处理间无明显差异,但在出苗后第 58 天(抽穗-开花期)两指标在各处理间出现显著差异(图 2、图 3)。

2.2 气体交换过程

图 4~图 7 是 3 个处理光合速率、蒸腾速率和气孔阻力在实验期内的变化。由图中可以看出,春小麦在四叶一心至抽穗开花期内,单位叶面积的光合速率,蒸腾速率逐渐增加,气孔阻力却不断下降。表明了春小麦在土壤水分状况恶化的情况下,植株上层叶片仍具有较高的光合、蒸腾速率。这可能是作物在强烈人工选择下(生长后期大田水分条件的改善,以及人们追求高生产力性能的过程)所表现出来的一种遗传特性。该性状在盆栽水分条件变差的情况下仍能表现出来。

在出苗后第 30 天到第 58 天,SD 处理气孔阻力均显著高于对照。LD 处理水分条件好于 SD 处理,在出苗后第 30 天,第 36 天和第 58 天测定中气孔阻力接近或显著高于对照(CT),而在出苗后第 44 天和第 50 天的测定中出现了相反的结果。

从光合作用来看,LD 处理均接近于或显著高于对照(CT)。在水分适度亏缺的情况下仍能表现出较高的光合能力,这为节水农业在水分适度亏缺的情况下提高产量提供了一个途径。SD 处理除早期光合速率保持同 CT 相似水平外,中后期光合作用均有明显下降。蒸腾速率的变化与光合速率有明显不同,除 LD 处理第 50 天测定值外,SD 和 LD 处理均低于或显著低于对照(CT)。显然蒸腾速率是由气孔活动所决定的。水分利用效率在几次测定中 LD 处理接近于或显著高于对照(CT),而 SD 处理几乎一直都保持在最高水平。

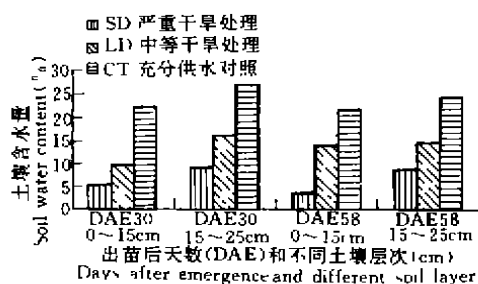
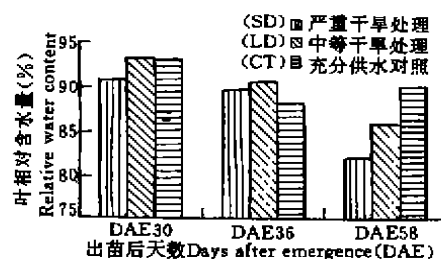


图 1 出苗后第 30 天和出苗后第 58 天土壤含水量状况
Fig. 1 Soil water content on the 30th and 58th day after emergence



2 出苗后第 30 天,第 36 天和第 58 天 3 处理叶相对含水量
Fig. 2 Leaf water content of three treatments on the 30th, 36th and 58th day after emergence

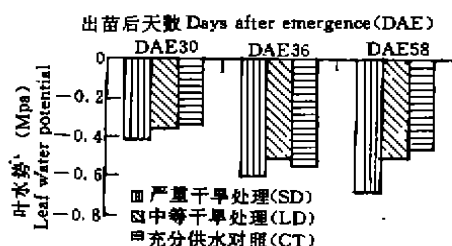


图 3 出苗后第 30 天,第 36 天和第 58 天 3 处理叶水势
Fig. 3 Leaf water potential of three treatments on the 30th, 36th and 58th day after emergence

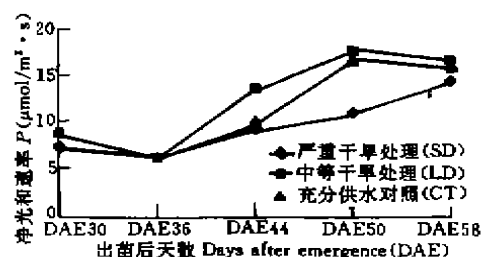


图 4 小麦不同发育期 3 处理下叶净光合速率
Fig. 4 Photosynthesis rate ($\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) of three treatments at different develop stage

2.3 根系特征

由图 8~图 11 可以看出,出苗后第 30 天,3 个处理 0~15cm 和 15~25cm 土壤层次中根干物质重均无显著差异;在根长方面,0~15cm 土层根系在 3 个处理间无显著差异,而 15~25cm 土层根系 SD 处理显著较低。3 个处理 15~25cm 土层根长占总根长的比例略高于上层土壤,在总根长中所占的比例大致在 56%~65%之间。

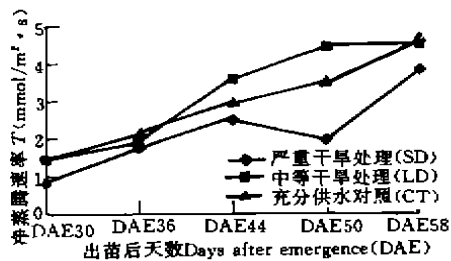


图 5 小麦不同发育期 3 处理下叶净蒸腾速率

Fig. 5 Transpiration rate ($\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) of three treatments at different develop stage

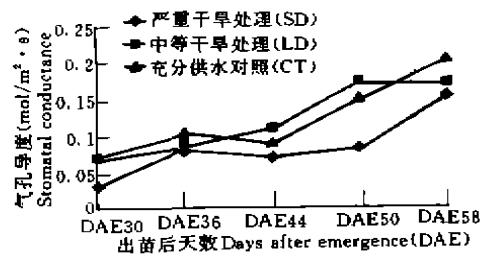


图 6 小麦不同发育期 3 处理下叶气孔导度

Fig. 6 Stomatal conductance ($\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) of three treatments at different develop stage

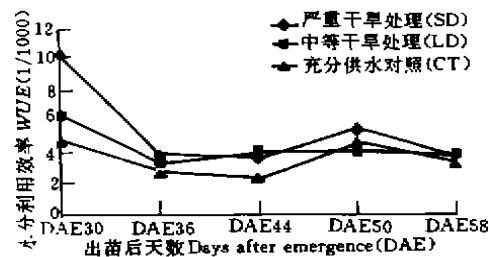


图 7 小麦不同发育期 3 处理的水分利用效率

Fig. 7 WUE (1/1000) of three treatments at different develop stage

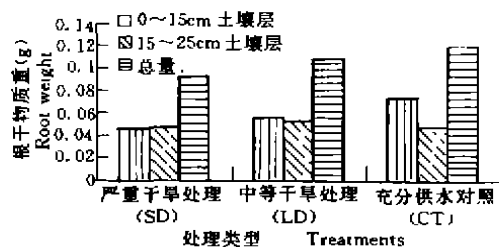


图 8 出苗后第 30 天根干物质重(g)

Fig. 8 Root dry weight on the 30th day after emergence

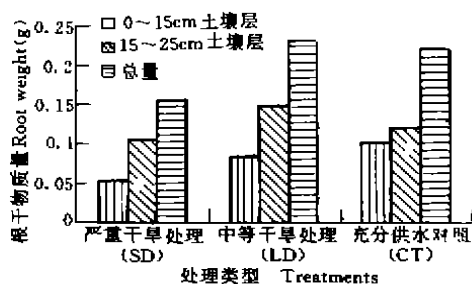


图 9 出苗后第 58 天根干物质重(g)

Fig. 9 Root dry weight on the 58th day after emergence

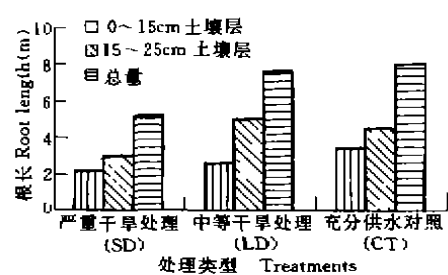


图 10 出苗后第 30 天根长(m)

Fig. 10 Root length on the 30th day after emergence

出苗后第 58 天,3 个处理土壤水分状况越高,则 0~15cm 土层根干物质重越高,但这部分根系长度却无显著差异。在 15~25cm 根系部分,无论干物质重,还是在根长方面都是以 LD 为最高。SD 处理 15~25cm 土层中根长显著低于 LD 处理和 CT。从上下比例来看,下层根干物质重和根长在总根干物质重和总根长中所占比重均比第 30 天时有较大幅度提高,特别是 LD 处理下层的根重和根长均显著高于其它两个处理。

2.4 地上部分生物量

图 12~图 14 可以看出,出苗后第 30 天(拔节期开始),SD 处理株高、生物量均显著低于对照。出苗后第 58 天,3 处理总绿叶干物质重随土壤水分条件恶化而显著下降,而总生物量 LD 和 SD 两处理与对照无显著差异,而且 LD 处理还有升高。从发育阶段来看,在第 58 天时,SD 处理抽穗率为 100%,LD 处理抽穗率为 90%,而 CT 则完全没有抽穗。显然干旱胁迫加快了春小麦发育速度。

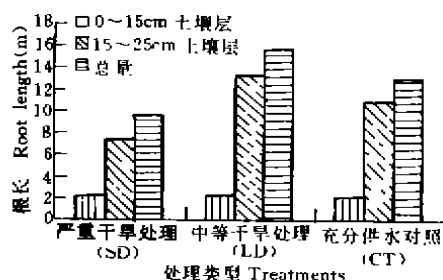


图 11 出苗后第 58 天根长(m)

Fig. 11 Root length on the 58th day after emergence

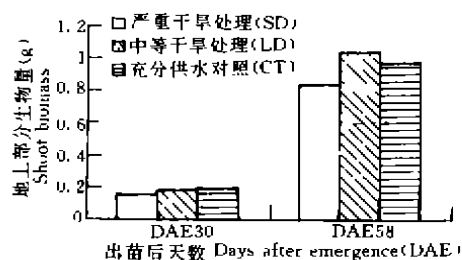


图 12 出苗后第 30 天和第 58 天 3 处理地上部分生物量

Fig. 12 Shoot biomass of three treatments on the 30th day and the 58th day after emergence

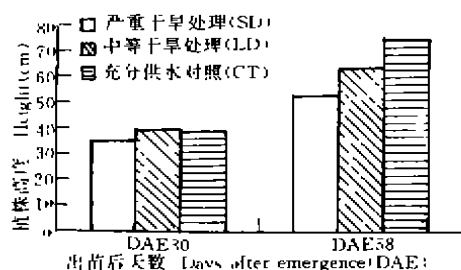


图 13 出苗后第 30 天和第 58 天 3 处理植株高度

Fig. 6 Shoot height of three treatments on the 30th and 58th day after emergence



图 14 出苗后第 58 天总绿叶干物质重和旗叶干物质重

Fig. 14 Green leaf biomass and flag leaf biomass on the 58th day after emergence

3 讨论

3.1 关于本实验体系中的根信号问题

根信号的基本特征是在一定的土壤干旱条件下,植物感知土壤干旱而在根部产生信号,通过木质部传递到地上部分,在植株水分条件没有发生明显改变的条件下,植物即可促使气孔收缩,降低蒸腾速率,抑制叶片生长,加快发育进程^[2,5,6,8,9]。在根信号作用的条件下,虽然气孔阻力的增加在降低蒸腾速率的同时也降低了光合速率,但气孔阻力在光合 CO_2 传输中所起的作用不象蒸腾水汽传输中占有份额那样大,因而对光合的影响将轻于对蒸腾的影响,水分利用效率(叶片水平上的)则相应地有所提高。在本试验体系中,3 个处理土壤水分状况显著不同。与 CT 相比,SD 和 LD 两处理均处于不同程度的干旱状态。叶片水分状况在实验前期差异并不明显,有时 SD 和 LD 处理还略高于 CT 处理,但蒸腾速率 CT 却远高于 SD 和 LD 两个

干旱处理。同时,SD 和 LD 处理的发育时期均明显早于 CT 处理。这些特征均表明该实验体系中存在着非水力根信号,而且在土壤水分上下层分布一致的条件同样可以产生根信号,对地上部分起到调节作用。在实验后期(第 58 天),3 个处理植物水分状况出现显著差异,表明非水力信号已不足以调节叶片气体交换过程,同时气孔对根信号的敏感度也会受到叶片水分状况的影响。

3.2 在我国黄土高原地区,经常可见这样现象:在小麦产量较高的年份,土壤遗留底墒极少;而在低产年份,土壤遗留底墒很高。一般认为,充分有效利用黄土高原深层土壤含水量(100~200cm 土壤层次)是提高小麦生产力的重要途径^[10]。要实现这种增产潜力必须保证作物根系能够分布到较深的土壤层次。在本实验中,中等水分胁迫处理(LD)在下层分布的根干物质重和根长均高于其余两个处理,而上层土壤中分布的根系干重则介于 SD 和 CT 两处理之间,根系长度也没有显著高于 SD 和 CT 两处理。也就是说,LD 处理的根系分布在下层明显增多。相对而言,CT 处理的根生物量主要集中在上层,而 SD 处理总根量较少(尽管根生物量在下层分配比例较高,但其绝对量很少)。从这里可以看出,LD 处理的根系分布模式最有利于使植物利用深层水分,即中等水分条件是产生合理根系分布模式、挖掘作物生产潜力的必要前提。

从根信号的角度看,在大田条件下,深层根系较多有利于充分利用土壤深层储水,削弱根信号对植物生长发育时的抑制作用,保持较为旺盛的生长活力,并提高水分利用效率。Bulm^[3,4]和 Siddique^[11]的研究结果为此提供了初步的证据。在大田生产中要在春小麦根系生长发育时期保持中等土壤湿度往往有很大的难度。问题的焦点主要是土壤水分主要受降雨的直接影响,而在这类地区降水的稳定性很低,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,是公认的。近年来,甘肃省得到普遍重视的集水农业为解决这个问题提供了很好的手段^[12],即通过收集雨水可为农田提供一定的灌溉条件,因此有可能采取合理的有限灌溉对策,促进根系进行合理分布,利用深层土壤水分,提高粮食生产水平。

参 考 文 献

- 1 山 仑,陈国良主编.黄土高原旱地农业的理论与实践.北京:科学出版社,1993
- 2 Zhang J, Davis W J. Absciscic Acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. *Plant, Cell and Environment*. 1989, **12**: 73~81
- 3 Blum A, Johnson J W, Ramseur E L, et al. The effect of a drying top soil and a possible non-hydraulic root signal on wheat growth and yield. *J Exp Bot*. 1991, **42**(243): 1225~1231
- 4 Bulm A and Johnson J W. Wheat cultural respond differently to drying topsoil and a possible non-hydraulic root signal. *J Exp Bot*, 1993, **44**(264): 1149~1153
- 5 Jensen C R, Henson I E and 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
- 6 Gallardo M, Turner N C and Ludwig C. Water relation, gas exchange and absciscic acid content, leaves in response to drying different proportions of the root system. *J Exp Bot*. 1994, **45**(276): 909~918
- 7 Tradieu F and Davis W J. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of draughted plants. *Plant, Cell and Environment*. 1993, **16**: 341~349
- 8 Zhang J, Schurr V, Davis W J. Control of stomatal behaviour by absciscic acid which apparently originated in the roots. *J Exp Bot*. 1987, **138**: 1174~1182
- 9 Davis W J, Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Ann Rev Plant Physiol Mol Biol*. 1991, **42**: 55~76
- 10 山 仑,徐 萌.节水农业及其生理生态基础.应用生态学报.1991, **2**(1): 70~76
- 11 Siddique K H M, Belford P K and Tennant. Root:shoot ratio of modern, tall and semi-dwarf wheat in a mediterranean environment. *Plant and Soil*. 1990, **121**: 89~98
- 12 赵松岭主编.集水农业引论.西安:陕西科技出版社,1996