

# 水分胁迫持续时间对冬小麦根冠生物量累积的影响

杨贵羽<sup>1</sup>, 罗远培<sup>2</sup>, 李保国<sup>1</sup>, 陈晓远<sup>2</sup>

(1. 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094; 2. 中国农科院气象研究所, 北京 100081)

**摘要:** 为了解冬小麦根、冠对土壤含水量变化的响应, 对不同水分条件下温室盆栽冬小麦作了分析研究。该试验包括七个水分状态, 充分供水 A 处理(75%~100%FC, FC 为田间持水量), 中度胁迫 B 处理(55%~65%FC)和重度胁迫 C 处理(35%~45%FC)以及分蘖期开始中度、重度胁迫到孕穗期复水的 BA1、CA1 处理和抽穗期复水的 BA2、CA2 处理。试验结果表明: 分蘖期开始的水分胁迫无论何时恢复供水都不影响冬小麦根、冠生长过程的总趋势; 但随胁迫程度、胁迫持续时间的增加, 胁迫期内根、冠的相对生长率, 根、冠总重均降低, 但根重占有量增大, 且水分供应量的减少和胁迫时间的延长使冬小麦生育周期提前结束; 随胁迫的增加, 胁迫时间的延续, 最大根重减小, 但较大根重维持的时间延长; 当复水后, 各处理对复水存在不同程度的滞后效应和激发补偿生长, 导致短期胁迫的根重占有量小于长期胁迫处理, 中度胁迫小于重度胁迫, 冠重也随之改变。造成此现象的原因: 水分胁迫影响植株的功能, 但自适应能力的作用促使分配于根系的同化物质增加, 改善和提高根系的吸水能力, 减缓植株由于缺水造成的损失; 对于供水超过 75%FC 的植株, 生育后期的冠重占有量较小, 根重较大则归因于生长过程已形成的庞大根系。

**关键词:** 土壤含水量; 水分胁迫; 冬小麦; 根; 冠

**中图分类号:** S512.1<sup>+</sup>1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2006)04-0094-05

水资源不足已成为干旱和半干旱地区普遍关注的问题。农业作为用水大户不仅关系到水分利用率的改善, 而且与作物的产量和品质密切相关。为此, 近年来涌现出大量以作物为中心的节水研究。有相对宏观的, 如土壤水分与作物产量<sup>[1,2]</sup>和作物器官作用关系<sup>[3,4]</sup>的研究; 相对微观的, 如土壤水分与作物生理过程研究<sup>[5,6]</sup>。这些研究为进一步认识作物-水分关系奠定了良好的基础。在此基础上, 本文以冬小麦为研究对象, 试图从不同生育期供水量变化和水分作用时间变化探讨冬小麦根、冠的生长行为。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

2000 年在中国农业大学科学园区进行冬小麦温室盆栽试验。

1.1.1 试验材料与方法 从试验区取草甸褐土, 并在其中按每盆施 4 g 磷酸二氢铵为底肥, 混匀后以容重为 1.32 g/cm<sup>3</sup>, 田间持水量为 21.05% (质量含水量) 装盆。选用北农 10 号冬小麦为供试品种, 使之在 4℃ 的冰箱春化 60 d 后(2000 年 3 月 8 日)植于底部内径为 15 cm, 顶部内径为 20 cm, 高为 23 cm 的盆中。播种前 2 d, 将土壤灌至田间持水量, 以保

证苗齐苗壮。长到三叶一心时每盆定苗 6 株, 并开始控水处理。

1.1.2 水分控制 试验共设 7 种水分处理, 每个处理 3 个重复; 分别为充分供水的恒定水分处理(A), 中度胁迫处理(B), 重度胁迫处理(C), 分蘖期到孕穗期(15 d)进行短期中度胁迫的处理(BA1)和重度胁迫处理(CA1)以及从分蘖期到抽穗期(21 d)进行长期中度胁迫的处理(BA2)和重度胁迫处理(CA2)。其中 A、B、C 各处理对应的土壤含水量分别为田间持水量(FC)的 75%~100%; 55%~65%; 35%~45%。

### 1.2 测定项目及方法

根、冠生物量的测定: 将取样所得的冬小麦从茎基部剪下获得根、冠, 擦拭尘污后, 分别在 105℃ 下杀青 0.5~2 h, 置于 75℃ 的恒温下 1~2 d, 然后放入干燥器中冷却, 用 1/10000 的天平称重, 即可得根、冠干重。

土壤水分指标: 1) 土壤含水量: 用烘干法测定土壤的质量含水量; 2) 盆中土壤水贮量的测定: 利用称重法控制土壤含水量, 每隔 2 d 测定 1 次, 当土壤含水量低于设计的水分下限时补水到含水量上限, 使冬小麦总处于设计的土壤含水量范围内。当复水后每天进行称重。

收稿日期: 2005-08-11

基金项目: 国家基础研究发展规划项目(G1999011700); 国家自然科学基金项目(49971042)

作者简介: 杨贵羽(1974-), 女, 内蒙古乌兰察布市人, 博士后, 主要研究方向为非工程性节水、水文与水资源。

## 2 结果与分析

分蘖期是冬小麦初生根继续生长,次生根开始萌发,根、冠由三叶期的缓慢生长向快速生长转变的时期。此生育期开始的水分胁迫不仅影响胁迫期内冬小麦生长的特性,而且也使生育后期植株对复水的响应出现差异。根、冠作为两个功能各异且相互依赖的器官,对此时的水分变化又具有不同的响应。

### 2.1 根系的响应

由冬小麦的根重累积动态过程(图1)可见,此时水分胁迫严重地制约着根系生物量的累积,且随胁迫程度增加和胁迫持续时间的延长,水分对根系生长的抑制量增大。致使BA1处理在胁迫期内的平均根重仅为A处理的60.63%,CA1处理为A处理的50.17%;相应BA2、CA2处理分别为A处理的58.52%和34.43%,可见分蘖期开始的水分胁迫,在相同胁迫程度下,长期胁迫的抑制量大于短期;重度胁迫的抑制量大于中度胁迫。根重的累积量作为生长速率的宏观体现,当累积过程发生变化时,根重的累积速率也随之改变。由表1可见,在胁迫初期(播后28d),尽管各胁迫处理均使冬小麦根重的累积速率迅速下降,但中度胁迫处理和重度胁迫处理做出的响应并不相同,BA1处理的相对累积速率下

降为0.0678 g/d,仅为前期的16.25%,CA1处理也仅为中度胁迫处理的37.02%;而长期胁迫的各处理对水分变化的响应与短期胁迫基本相一致;到胁迫后7d,胁迫时间、胁迫程度对根系生长的影响逐渐表现出来,特别是BA2处理,其根重的相对累积速率小于生育前期,CA1处理为相应中度胁迫生长率的47.17%;然而,除BA2处理外,其它各处理根重相对累积速率尽管小于对应时段的A处理,但均超过前一个生育期的增长率,表现出快速生长的趋势。究其原因,这与冬小麦植株所处的生育阶段密切相关,当胁迫持续7d后,冬小麦的生长进入拔节期,此生育期作为冬小麦生长的快速阶段是物种遗传特性所决定的,而均未达到A处理的水平,说明环境效应和遗传特性共同决定着植株根系的生长<sup>[7]</sup>。在播后43d,尽管短期胁迫被解除,但根系对水分的变化并没有马上做出响应,在复水滞后效应的作用下<sup>[8]</sup>,BA1处理以一个相对小的增长速率继续进行根系生物量的累积,CA1处理根重相对累积速率增加为胁迫后期的2.54倍。长期胁迫BA2处理的根系生物量继续累积;而CA2处理在水分严重不足的情况下,根重降低。到播后49d,BA1处理的根重累积量增大,而CA1则减小;CA2的根重增长量表现为上升趋势,而BA2处理则下降。

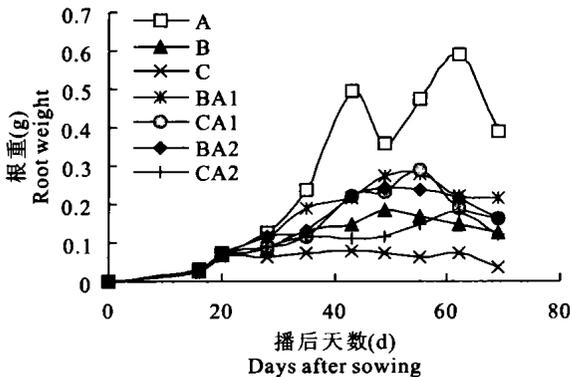


图1 冬小麦根重累积动态过程

Fig. 1 Accumulation process of root weight of winter wheat

比较不同胁迫程度和胁迫持续时间处理的复水响应可见,根系对复水的响应随前期胁迫程度的增大而推迟,随胁迫时间的延长,激发性补偿生长减小,导致BA2处理的最终根重较BA1小且出现的时间提前6d,CA2处理的根重更小,且出现时间较CA1处理推后7d。各处理最大根重的持续时间为BA2、BA1、CA2、CA1依次减小,即在相同胁迫程度时,随胁迫时间的延长,最大根重的持续时间延长;在相同胁迫时间时,随胁迫程度的增加,最大根重的持续时间缩短。这在图1的胁迫期内给出直观的体

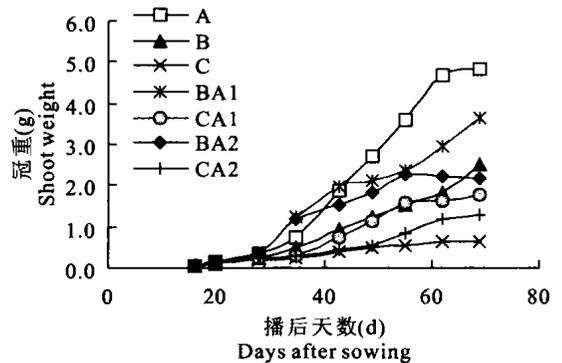


图2 冬小麦冠重累积动态过程

Fig. 2 Accumulation process of shoot weight of winter wheat

现。

这些变化说明环境影响存在于植株的一生,当复水后均不能与充分供水一致。且短期重度胁迫对根系的抑制较大,但重度胁迫处理对复水初期的激发作用大于中度胁迫处理。同时长期中度胁迫BA2处理,在胁迫期间其根重已达到一生中的最大值,即使增加水量也不能使其继续增大;而CA2处理则在遗传特性的作用下,为维持生长状态减小了根系的衰老,复水激发其生长而表现为相对增长率增大的复水响应结果。

表 1 不同水分条件下冬小麦根重的相对累积速率(g/d)

Table 1 Relative accumulative rate of root weight of winter wheat under different water conditions

播后天数(d) Days after sowing	A	B	C	BA1	BA2	CA1	CA2
0	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
16	0.0019	0.0018	0.0018	0.0018	0.0018	0.0018	0.0018
20	0.3802	0.3621	0.3634	0.4173	0.4173	0.4173	0.4173
28	0.0849	0.0239	-0.0096	0.0678	0.0678	0.0251	0.0251
35	0.1255	0.0832	0.0223	0.0918	0.0194	0.0433	0.0433
43	0.1344	0.0183	0.0098	0.0141	0.0857	0.1100	-0.0106
49	-0.0455	0.0400	-0.0125	0.0466	0.0128	0.0081	0.0090
55	0.0518	-0.0152	-0.0225	0.0038	-0.0027	0.0393	0.0523
62	0.0360	-0.0178	0.0179	-0.0293	-0.0126	-0.0491	0.0254
69	-0.0482	-0.0232	-0.0694	-0.0049	-0.0364	-0.0189	-0.0465

## 2.2 冠的响应

由图 2、表 2 可见,在胁迫初期,各处理冠重的累积均遵循该物种特有的基因规律,以一个小于充分供水处理的相对生长速率实现其缓慢增长,但不同处理对冠的影响并不相同。在分蘖期(播后 28 d),中度胁迫处理的冠重相对累积率为 0.175 g/d,重度胁迫则为 0.088 g/d。当胁迫持续 7 d 后,不同水分对冠重累积的影响逐渐体现出来,但由于拔节期是根冠生长最快的阶段,BA1、CA1 处理对冠重相对生长速率增大,且超过 A 处理;但 CA1 处理冠的生长被进一步抑制,此时的冠重较 A 处理降低,使各处理的冠重表现为 BA1>BA2>A>CA1>CA2;到播后 43 d,短期胁迫被解除,BA1 处理并没有做

出立即响应,冠重相对累积速率仅以生育前期的 17.78%继续生长,而 CA1 却明显增大,达到 A 处理的 97.33%;长期胁迫处理,BA2 处理和 CA2 处理仍处在胁迫之中,冠重的相对累积速率仍较低,直到复水。尽管当胁迫持续到孕穗期和抽穗期,各胁迫处理的冠重相对累积速率与充分供水的表现不同,但在胁迫初期中度胁迫的冠重均超过 A 处理,之后,随着胁迫持续时间的延长,胁迫期内加速生长的时间缩短,如 BA2 处理在胁迫中期(控水 15 d 后)的冠重累积速率明显降低,其值仅为 BA1 处理相应时间的 52.8%左右,而此时 BA2 处理则维持在前一个生育期的 10.3%的极小相对生长率继续生长。

表 2 不同水分条件下冬小麦冠的相对生长速率(g/d)

Table 2 Relative accumulative rate of shoot weight of winter wheat under different water conditions

播后天数(d) Days after sowing	A	B	C	BA1	BA2	CA1	CA2
0	0	0	0	0	0	0	0
16	0.0039	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004
20	0.2973	0.224	0.314	0.297	0.297	0.297	0.297
28	0.1981	0.150	0.056	0.175	0.175	0.088	0.088
35	0.1553	0.134	0.035	0.405	0.369	0.034	0.034
43	0.1952	0.115	0.081	0.072	0.038	0.190	0.074
49	0.0751	0.051	0.021	0.014	0.033	0.091	0.026
55	0.0536	0.037	0.022	0.020	0.041	0.072	0.097
62	0.0432	0.029	0.027	0.035	-0.004	0.003	0.061
69	0.0051	0.053	-0.001	0.033	-0.001	0.013	0.009

由于冬小麦生育前期胁迫造成的损失存在于植株的一生,因而,即使在解除胁迫的条件下,冠在生育后期对复水的响应也不相同,集中体现为响应时间和补偿生长量上的差异。随胁迫程度的增加,冠对复水的响应推迟,激发程度减小,BA1 处理的冠

重增量为 0.717 g,而 CA1 处理为 0.434 g;BA2 处理为 0.355 g,CA2 处理最小,仅为 0.072 g。由此可见,随胁迫持续时间的延长,复水对冠的激发生长量减小,相应的生长速率也降低;最终由于不同的冠重基础和相异的复水补偿性使得成熟期冠重出现差

异,表现为:BA1>BA2>CA1>CA2。可见胁迫时间越长,对冠的抑制作用越大;胁迫程度越大,对冠的抑制也越大。

### 2.3 根冠关系的响应

根、冠二者间是在功能平衡原理<sup>[9]</sup>的作用下,以互利互制的方式完成对不同环境的适应性生长的。那么,当冬小麦在分蘖期开始遭受水分胁迫,到孕穗期和抽穗期被解除,随着根、冠生长行为的改变,根冠关系必然随之做出响应。

如图 3、图 4 所示,在分蘖期之前,由于各处理所处的环境基本相同,故根重和冠重的累积过程基本一致,根冠比也出现相同结果。当分蘖期(播后 28 d)开始水分胁迫,在各处理的根重占有量明显下降的同时,水分胁迫的环境效应也表现出来。中度胁迫各处理在胁迫初期的根重占有量为 26.44%,重度胁迫处理则为 28.31%,不仅大于中度胁迫处理而且也超过了 A 处理的根重占有量,从而对应的根冠比最大。当胁迫后 7 d,重度胁迫处理的根重占有量仍居于所有处理的首位,且比生育前期增大 2.5%;而中度胁迫则变化较大,BA1 处理的根重占有量下降了 49.55%,BA2 处理下降了 61.27%,此时对应的冠重占有量随根重占有量的减小而增加,相应的根冠比也由 0.36 降低到 0.12 左右,可见此时根冠比的减小将促进冠重的累积。当冬小麦的生长进入孕穗期,短期胁迫结束,复水使 BA1 处理的根重占有量小于仍在受胁迫的 BA2 处理,而 CA1 处理却不仅超过仍在胁迫中的 CA2 处理而且也大于 A 处理;对应冠重占有量的总趋势则随着根重占有量的下降而增大,但根冠比最小(0.109)的 BA1 处理的冠重占有量最大,达到 90.18%,根冠比最大(0.309)的 CA1 处理的冠重占有量却最小,为 76.372%。造成以上现象的原因可能是:随着胁迫

时间的延长,对冬小麦植株生长的抑制作用增大,冠层光合同化物量减小,但为获得足够的水分,冬小麦在自适应能力的帮助下,将本已下降的同化物分配于根系而使 BA1 处理的根冠小于 BA2 处理;对于重度胁迫的各处理,由于短期胁迫的复水激发作用使根系的生长加快,如根毛、次生根量、根的分枝数<sup>[10]</sup>增大而出现根重占有量增大的变化,而 CA2 处理则在严重缺水的情况下,根、冠的生长均被抑制,即使有自适应能力的帮助也不能使根系得到大量的同化物,因而长期胁迫的根冠比小于短期胁迫处理;即使胁迫被解除(播后 49 d),由于在此之前各处理的根重占有量已达到一生的最大,复水并不能激发根系的生长。之后,尽管各处理的冬小麦均处于适宜的环境中,但由于植株在任何生育期的损失存在于植株的一生,因而各处理表现出重度胁迫处理的根重占有量大于中度胁迫处理,长期胁迫处理大于短期胁迫处理。对于一生充足供水的 A 处理由于生育过程中形成的大量冗余根系,在生育后期水分充足的条件下,继续保持其活性而与冠层竞争同化物使得生育后期根冠比较大,冠重占有量降低。

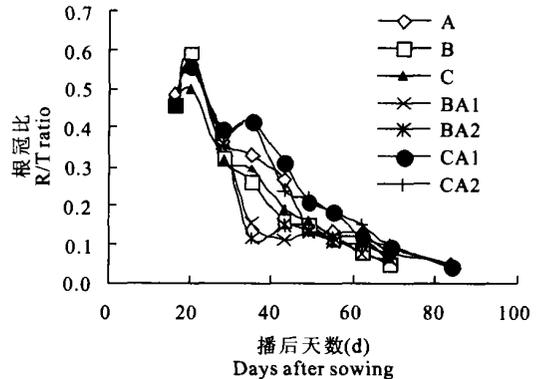


图 3 不同生育期复水根冠比的响应

Fig. 3 The response of R/T ratio under different water treatments

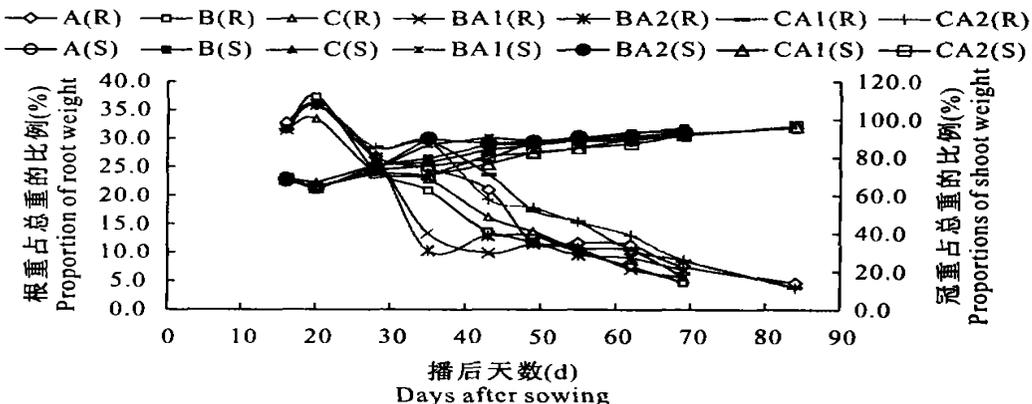


图 4 不同水分处理冬小麦根、冠重占有量

Fig. 4 Proportions of root weight and shoot weight to total weight under different water treatments

### 3 结 论

综合根重、冠重累积动态变化过程可见,冬小麦根、冠的生长是由遗传特性和环境因素共同作用的。在二者的作用下,根、冠的累积动态过程的三段式<sup>[11]</sup>趋势并不改变,只是根、冠生物量的相对累积速率发生变化。

分蘖期开始水分胁迫的处理,随着胁迫持续时间与程度的不同,根、冠的累积过程曲线的坡度、陡度发生改变,且胁迫时间越长,坡度越小;胁迫越重,陡度越小,对二者的抑制越大。比较不同处理的根冠关系可见任何一种水分胁迫对冠层的影响均大于对根系的影响,从而使得重度胁迫期间根重占有量大于中度胁迫处理,根冠比增大;长期胁迫大于短期胁迫处理。这说明冬小麦植株在自适应能力的作用下将吸收的水分首先满足近源处器官而增大对冠的胁迫。

由胁迫持续时期冬小麦根、冠的变化可发现,分蘖期到孕穗期水分胁迫,冬小麦通过胁迫过程对次生根的约束<sup>[12]</sup>和复水后激发次生根的方式,控制植株较为适合的根冠比,使得成熟期的冠重占有量较大;而分蘖到抽穗期的胁迫,由于胁迫对根系造成的影响较大,复水后不能激发根系而使得成熟期植株为保持生殖期所需的水分通过对同化物的再分配的方式<sup>[13]</sup>维持根的活性,使得根冠比较大,冠重占有量下降。

冬小麦一生充分供水和不同生育期非充分供水的根、冠生长特性间的差异可见,尽管不同生育期发生水分胁迫均妨碍冬小麦生长过程遗传特性的发挥,但全生育充足供水对成熟期冠重的累积并不利。前者为维持庞大根系与冠层竞争同化物,二者间以

一种被动的作用关系存在;而后者则是冠层为自身的需水要求,在根冠间协调分配同化物,以主动的作用关系存在。

#### 参 考 文 献:

- [1] 王家仁,王炳禄.冬小麦节水高产栽培技术研究[J].灌溉排水,2001,20(4):43-46.
- [2] 裴布祥,按顺清.冬小麦农田水分与产量关系的初步研究结果[J].科学通报,1985,20:1599-1600.
- [3] 陈晓远.冬小麦生长对土壤水分变动的整体性响应[D].北京:中国农业大学,1999.
- [4] Gupta HK, Sunita Gupa, Arrind Kumar. Effect of water stress on physiological attributes and their relationship with growth and yield of wheat cultivates at different stages[J]. J Agron & Crop Science, 2001, 186:55-62.
- [5] 王晨阳,马元喜.不同水分条件下小麦根系生态生理效应的研究[J].华北农学报,1992,7(4):1-8.
- [6] 王邦锡,何军贤.水分胁迫导致小麦叶片光合作用下降的非气孔因素[J].植物生理学报,1992,78(1):71-84.
- [7] 罗远培,李韵珠.根土系统与作物水氮资源利用效率[M].北京:中国农业出版社,1996.112-116.
- [8] North GB, Nobel PS. Changes in hydraulic conductivity and anatomy caused by drying and rewatering roots of Agave dessert[J]. American J of Bot, 1991, 78:906-915.
- [9] Brouwer R. Some aspects of the equilibrium between over ground and under ground plant parts[M]. Wetherlands, Mededeling 213 van het I B S, 1963. 31-39.
- [10] 马元喜.小麦的根[M].北京:中国农业出版社,1999.
- [11] Cruz RT, Toole JC. Shoot and root responses to water deficits in rain fed low land rice[J]. Austr J Plant Physiol, 1986, 13: 567-575.
- [12] 冯广龙.土壤水对根冠系统影响的试验与模拟研究[D].北京:中国农业大学,1995.
- [13] 郝晓玲.冬小麦各生育期<sup>14</sup>C 光合产物的分配与再分配[J].华北农学报,1986,1(3):41-48.

(英文摘要下转第 112 页)

## High-yield comprehensive cultivation technologies for dryland pea Dingwan No. 2

WANG Si-hui

(Dingxi Dryland Farming Research and Extension Center, Dingxi, Gansu 743000, China)

**Abstract:** Under dry-farming conditions, quadratic regression and orthogonal design was used to study the correlation effects of density as well as amount and ratio of N and P to yield of Dingwan No. 2 in different places, and the effective technologies for applying molybdenum and water absorbant. According to the results of test and demonstration, 65 technological schemes were found through computer analysis, in which the yield of Dingwan No. 2 reached  $1\ 950 \sim 2\ 653\ \text{kg}/\text{hm}^2$ . The 95% confidence interval of the schemes: seeding rate  $109.5 \times 10^4 \sim 148.5 \times 10^4\ \text{grains}/\text{hm}^2$ ; N  $45 \sim 64.5\ \text{kg}/\text{hm}^2$ ,  $\text{P}_2\text{O}_5$   $112.5 \sim 147\ \text{kg}/\text{hm}^2$ ,  $\text{N}/\text{P}_2\text{O}_5 = 100/237$ ; ditching water absorbant material  $7.5\ \text{kg per hm}^2$ , ammonium molybdate for seed dressing  $4\ \text{g}/1000\text{g}$ . It is concluded that rational utilization of N (optimization of N and P), seed dressing with ammonium molybdate and proper application of water absorbant are effective ways to improve the production of Dingwan No. 2 in dryland.

**Keywords:** pea; high-yield; cultivation; dryland

(上接第 98 页)

## The effect of sustaining time of watering stress on root and shoot weight accumulation in winter wheat

YANG Gui-yu<sup>1</sup>, LUO Yuan-pei<sup>2</sup>, LI Bao-guo<sup>1</sup>, CHEN Xiao-yuan<sup>2</sup>

(1. College of Resource and Environment China Agricultural University, Beijing 100094, China;

2. China Academy of Agricultural Science, Beijing 100081, China)

**Abstract:** In order to study the response of root and shoot of winter wheat to changeable water in different growth stages, the experiment was conducted by pot cultivation under greenhouse, with well-watered treatment, mild and severe stress treatment in full growth stage, and mild and severe stress treatment from tilling stage to spiking stage or tassel stage, respectively. The results showed that root and shoot of winter wheat had different response to changeable water. The relative growth rate of root to shoot was decreased under different degree and time of stress; the proportion of root weight to total weight was increased, while that of shoot weight was decreased. With stress extending, the growth period of winter wheat was shorten; under severe stress or extending mild stress, the maximum of root was reduced, but its sustaining time was prolonged. After rewatering, in spite of increasing growth of root and shoot, the proportion of root weight under mild stress was less than that under severe stress, and the proportion of root weight under short-time stress was less than that under long-time stress. The phenomena could be regarded as lag-time effect. The effect of root and shoot to water indicates that winter wheat adopt to surrounding stress through self-adjustment, namely, by increasing root weight or decreasing root loss, and improving water-absorbing function to finish shoot growth in reproductive stage.

**Keywords:** soil water content; watering stress; winter wheat; root; shoot