

国家攀登计划基础研究系列专著 作物科学卷I

根土系统与作物水氮 资源利用效率

罗远培 李韵珠 等著

中国农业科技出版社

攀登计划项目编号:9291-4

国家攀登计划基础研究系列专著 作物生产卷 I

根土系统与作物水氮资源利用效率

罗远培 李韵珠 等著

中国农业科技出版社

(京)新登字 061 号

图书在版编目(CIP)数据

根土系统与作物水氮资源利用效率/罗远培,李韵珠等著.
北京:中国农业科技出版社,1996.12
ISBN 7-80119-363-6

- I. 根…
II. ①罗… ②李…
III. ①作物-根-关系-土壤-研究 ②作物-根系-土壤水-吸收-研究
③作物-根系-氮素营养-吸收-研究
IV. S158.3

中国版本图书馆 CIP 数据核字(96)第 22989 号

丛书策划
责任编辑
出版发行

冯志杰

中国农业科技出版社

(地址:北京海淀区白石桥路 30 号 邮编:100081)

经 销
印 刷
开 本

新华书店北京发行所

北京市王史山胶印厂

787mm×1092mm 1/16 印张:12

印 数
版 次
定 价

1—1 000 册 字数: 300 千字

1996 年 12 月第 1 版 1996 年 12 月第 1 次印刷

50.00 元

前 言

人口的迅速增长和食物短缺是当代世界社会、经济面临的巨大挑战。据统计,世界现有人口 53 亿,今后 40 年将增加到 90 亿。世界现有低收入缺粮国家 88 个,面临粮食危机的国家 31 个,长期处于饥饿状态的人口有 8 亿,比十年前增加了 2.5 亿。在今后的几十年内,世界的粮食生产必须翻一番以上才能满足不断增长的人口对粮食的需求。所幸的是,增加粮食产量的潜力是存在的。占世界耕地不足 15% 的灌溉农田提供了 35% 的粮食。因此,扩大灌溉面积和提高单位面积产量是解决粮食问题的重要方面。

但是,缺水对许多国家来说都是进一步发展灌溉农田的重大限制,特别是在干旱地区尤其如此。尚未开发的水资源大多位于开发成本高昂、经济上不很有利、环境上更为敏感的地区。同时,农业与城市及工业间对水的竞争性需求迫切要求更高效地用水(包括非灌溉农田),并顾及重要的环境问题。

我国的大部分耕地处于干旱、半干旱地区。巨大的人口数量对粮食及其他农产品需求的压力,使淡水资源不丰、深受旱灾威胁的我国农业用水问题显得更为突出,这已成为近年来国内外关注的热点。

水资源缺乏是我国农业发展的重大限制因素之一。若把农作物的生长、发育和产量形成作为一个生产过程,农业水资源的高效利用,说到底是提高单位耗水的经济产量,是在既要多产粮又要少用水的双重要求下的唯一出路。为实现这一目标,在育种还不能实质性地提高作物光合效率的情况下,农用水管理的根本目的是以尽可能少地消耗水资源而获得较高的产量。问题归结为不同水分条件下的根系与叶冠关系的整体性研究。这是提高农作物水资源利用效率的各种措施的基础。

另一个可以人为控制的提高作物水分利用效率的因素是合理地调节土壤养分。事实上,化肥在我国农业所取得的令世界瞩目的成就中已发挥了重要作用。目前,我国的化肥年总用量已越居世界第一位,单位面积的施肥量也高于世界平均水平。虽然近 10 年来的施肥量增加了 90%,但总产量只增加 10%。特别是在施肥与水分的关系上,过多施用氮肥,不仅超出农作物所能达到的养分对水资源的替代的范围,而且造成难以治理的地下水污染和地表水的富营养化。因此,水分与养分两个主要可控要素的优化配合是提高农业产量、水氮资源利

用效率 and 环境保护的重大课题。但是,目前在水、氮交互作用对农作物产量的影响方面了解得还很少,两者的利用效率不可能同时最优,效率与高产也往往不能一致,问题归结为如何寻求水氮的最佳配合。

本书的内容是作者“八五”期间参加国家“攀登计划”项目“主要农作物高产高效生理基础研究”课题所做上述方面研究的总结。整个工作侧重于整体性定量研究,着眼于归纳基本事实,建立因素间的基本关系。工作是探索性的,因此疏漏、错误之处在所难免。希望得到同行的指正,也希望引起更多的人对我国农业中这些重大基础性问题的关心。

罗远培 李韵珠

1996年9月15日

《根土系统与作物水氮资源利用效率》

著者名单

第 1 章 杨培岭、罗远培

第 2 章 刘建利、罗远培

第 3 章

3.1 杨培岭、罗远培

3.2-3.3 龙怀玉、李韵珠

第 4 章 王红旗、李韵珠

第 5 章

5.1-5.5 冯广龙、罗远培

5.6 刘来华、李韵珠

第 6 章

6.1-6.2 李韵珠、黄元仿、王凤仙

6.3 黄元仿、綦雪梅、刘建利、李韵珠

6.4 李韵珠、刘来华

目 录

前 言

1 冬小麦根系的特征	(1)
1.1 冬小麦根系的发育与分布	(1)
1.1.1 冬小麦根系的组成与结构	(1)
1.1.2 研究实验设计与布置	(3)
1.1.3 试验观测与参数测定方法	(4)
1.1.4 冬小麦根系的生长与分枝	(5)
1.1.5 根系的空間分布规律	(19)
1.2 根系的分形特征	(24)
1.2.1 冬小麦根系发育的自相似特征	(25)
1.2.2 分形曲线的度量理论	(25)
1.2.3 测定根系分形特征的应用模型	(27)
1.2.4 冬小麦根系形态的分形特征	(28)
2 水分条件对根系生长的影响	(35)
2.1 水分恒定条件下的根系生长动态	(35)
2.1.1 生育前期(冬前)	(36)
2.1.2 生育中期	(36)
2.1.3 生育后期	(38)
2.1.4 小结	(41)
2.2 水分变动条件下的根系生长动态	(43)
2.2.1 大田小麦试验	(43)
2.2.2 管栽土培试验	(49)
2.2.3 小结	(54)
2.3 初生根、次生根对水分亏缺反应的敏感性分析	(54)
3 冬小麦根系的吸收性能	(61)
3.1 根系吸水速率	(61)
3.1.1 测定冬小麦单根吸水速率的示踪技术	(61)

3.1.2 单根吸水速率的分布特征·····	(64)
3.1.3 根系吸水能力对水分胁迫的反应·····	(67)
3.1.4 根系吸水速率的时间变化·····	(68)
3.2 根系吸氮性能·····	(69)
3.2.1 概述·····	(69)
3.2.2 研究方法·····	(71)
3.2.3 小麦、玉米的 NO_3^- 吸收动力学参数 ·····	(72)
3.2.4 水分胁迫对吸收动力学参数的影响·····	(74)
3.3 根际氮素分布状况·····	(77)
3.3.1 概述·····	(77)
3.3.2 土壤条件对根系水、氮吸收及根际氮素分布的影响 ·····	(79)
4 根土系统中水氮运移吸收联合模型 ·····	(89)
4.1 冬小麦根系对土壤水氮吸收的物理模拟试验·····	(89)
4.2 根土系统中水氮运移转化吸收联合数学模型·····	(90)
4.2.1 根土系统中水氮运移吸收转化过程及其特征·····	(90)
4.2.2 水氮运移转化吸收联合数学模型·····	(91)
4.3 冬小麦生长条件下土壤水氮运移吸收模拟计算分析 及联合模型检验 ·····	(101)
4.3.1 联合模型模拟计算参数的选取 ·····	(101)
4.3.2 根土系统中水氮运移吸收规律数值模拟与分析 ·····	(101)
5 根系与叶冠的关系 ·····	(111)
5.1 概述 ·····	(111)
5.1.1 存在问题及研究思路 ·····	(111)
5.1.2 作物整体性研究概况 ·····	(112)
5.1.3 根冠关系研究回顾与现状 ·····	(113)
5.1.4 根冠关系的研究意义 ·····	(114)
5.2 依赖与制约的平衡 ·····	(115)
5.2.1 依赖与制约的关系 ·····	(115)
5.2.2 依赖与制约平衡的水分条件 ·····	(116)
5.3 土壤水分条件与冠根关系 ·····	(118)
5.3.1 土壤水分恒定条件下的冠根关系 ·····	(118)
5.3.2 土壤水分变动条件下的冠根关系 ·····	(124)
5.4 冠根系统的模拟调控模型 ·····	(132)
5.4.1 系统模型的构建 ·····	(132)
5.4.2 模型参数辨识 ·····	(136)
5.4.3 模型验证 ·····	(142)

5.5	根冠生长的水分调控	(147)
5.5.1	以土壤水分作为参变量对本系统实施调控的可行性分析	(147)
5.5.2	调控方法	(149)
5.5.3	调控效果与评价	(151)
5.6	氮素与水分共同作用下的根冠关系	(152)
5.6.1	地上部分干物积累规律	(152)
5.6.2	根系干物积累规律	(154)
5.6.3	冠根比规律	(155)
6	作物对土壤水氮资源的利用效率	(161)
6.1	概述	(161)
6.2	定义与内涵	(163)
6.2.1	土壤水分资源利用效率	(163)
6.2.2	土壤养分资源利用效率	(164)
6.3	土壤水分条件与水分资源利用效率	(165)
6.3.1	冬小麦管栽试验(1993—1994)	(165)
6.3.2	冬小麦田间试验	(167)
6.4	水氮综合作用下的水氮资源利用效率	(168)
6.4.1	土壤水氮状况与土壤水分资源利用效率	(170)
6.4.2	土壤水氮状况与土壤氮素资源利用效率	(172)
6.4.3	土壤水氮资源的增产效应和利用效率的综合评价	(175)



冬小麦根系的特征

1.1 冬小麦根系的发育与分布

植物株体是由功能、形态不同的各个器官组织构成的一个整体系统。各器官间有着密不可分的联系,它们对环境的响应或受环境的影响使其结构与形态产生各异的变化,同时改变着植株整体的形态与功能。根是长期适应土壤条件发育起来的器官,构成植株的地下部分。根的主要功能是固定植株,并从土壤中吸收水分和溶解在水中的矿质养分以满足自身和地上发育的需要。根还具有储藏及生物合成的作用。至少有 10 多种组成蛋白质的氨基酸、植物碱和有机氮等有机物是在根内合成的。植物根系的发育状况既关系到地上部株体生长,又直接影响着土壤剖面水分的消耗与动态变化。一个发育良好的根系能促进地上株体的生长和生物产量的提高(Barber, Martin 1976; Barraclough 1984; Barraclough, Leigh 1984)。

然而,环境条件的变化也可能打破正常根、冠生长的平衡关系,过多或过少的根系发育显然会造成能量和物质的浪费或生物产量的下降(Belford *et al* 1987; Brouwer 1963, 1983)。土壤水分条件是影响根系生长的主要环境因子。关于水分胁迫对植物根系生长的影响,80 年代很少有人对其做细致的定量研究(Kramer 1983)。近 10 年来,虽然对此问题研究和报导不断增多,但多以研究根系单一生物学性状对水分胁迫的反应为主(Huck, Hillel 1983; Blackman, Davies 1985; Brown *et al* 1989; Carr, Doods 1983),缺乏以根系吸收功能为目的的系统研究。所以很难从理论上深入分析根系的功能特征,因而实际应用中就不可能实现合理、有效地控制根系发育和充分发挥根系功能达到增产节能、提高水分利用效率的目标。

对许多植物来说,根系的生长类型,尤其是根系的形态特征主要是受遗传因素控制的(McIntosh, Miller 1981; O' Toole, Bland 1987)。冬小麦属须根系作物,其根系的组成与结构特点既有植物根系的共性,又表现出自身的个性,尤其对生长环境的反应更体现了冬小麦发育的功能特征。本节将讨论环境条件引起的冬小麦根系各形态参数的变化及各参数之间的相互关系。

1.1.1 冬小麦根系的组成与结构

1.1.1.1 根系的组成

小麦种子吸水膨胀,在充足的空气和适宜的温度条件下开始萌发。胚根首先突破种皮,形成幼根,垂直向下生长,形成主根。以后在胚轴上还会发育出数条根来,它们与主根共同构成植物的初生根系。根据根的发生部位来分,凡是由胚根发育成的根就叫做初生根。

种子萌发以后,将胚芽中的幼叶引出土面,形成小麦主茎。小麦的主茎中空有节,每节生有叶,叶腋生有一芽,近基部的叶芽常常发育为蘖。在主茎和分蘖的基部同样可以发育出根系来,这些根系的数目与分生的迟早随植物的种类与生长的环境条件而变,被称为次生根(或不定根)。初生根与次生根的主要区别在于前者产生于胚根,而后者则不是。

当根系发育到一定程度时,会在主根两侧生出许多分枝,这些分枝称为侧根。随着根系的继续发育又会在侧根上生出侧根,侧根可以继续分枝。在主根上分生的侧根称为一次侧根,一次侧根上分生的侧根称为二次侧根。同样,二次侧根还可产生三次侧根,以此类推。不过,植物侧根的分生并不是无限的,一般以形成三次侧根者居多。初生根与次生根的分枝能力又各有不同,初生根系明显高于次生根系。根据1990—1995数年根系形态的观测与测定,初生根通常可以分生出三次侧根,而次生根除少量二次侧根外,基本以一次侧根为主。根系分生侧根是十分必要的,因为随着根系的发育,根的内部结构不断老化,木栓化程度加重,吸收能力急剧下降,供给作物生长所需的水分、养分就主要靠侧根来完成。

1.1.1.2 根系的结构

不同植物的根虽然形状不同,但它们的构造基本上是相同的,起源与演化也类似。每条根都是从生长点的细胞分裂、分化而形成的。

(1)根的生长点

一般而言,植物的根在距根顶端2~6 cm的一段叫根尖,是根的伸长部分。根依靠根尖伸长吸收水分和养料,各种初生组织的发育也发生在这里。

根尖有一部分细胞能不断分裂,增生新细胞,故被叫做根的生长点。生长点的细胞叫做原始细胞,并将其整体称为原分生组织。原分生组织进一步分裂,产生初生分生组织,以后再形成各种组织原,如根冠原、表皮原、皮层原和中柱原等,并进一步发育成为相应的根系结构组织。根尖初生组织分裂、生长、分生形成幼根的过程叫做初生生长。从幼根横切面上可以看到层次分明的三层组织结构。

1)表皮 表皮细胞为单层,排列紧密,细胞壁薄,容易渗透水分,是根的吸收组织。其显著特点是产生根毛。当根毛脱落后,表皮起保护根结构的作用。

2)皮层 皮层是由皮层原发育而来,由多层薄壁细胞组成。细胞间排列疏松,有明显的细胞间隙。根毛区的皮层有吸收作用,使水和无机盐通过。皮层最内层分化为内皮层,根毛区以上最外一层的皮层细胞分化成外皮层。

3)中柱 中柱是由中柱原发育而成。一般由中柱鞘、初生木质部和初生韧皮部三种组织组成,初生木质部和初生韧皮部是中柱内部最主要的组成部分。它们各自成束,在中柱内相间排列成一圈。

(2)根生长点的分化

根尖端生长点细胞不断分裂,产生再生细胞,分化发育成各种组织原,再形成各种组织。根在生长和成熟过程中的解剖学变化极大地影响了根对水和溶质的透性。正在伸长的根可以分成4个区域:根冠、伸长区(细胞延长区)、根毛区与成熟区。

1)根冠 根冠由生长点分化的根冠原产生。在生长点的下面,象帽子套在生长点外面,是根尖端的保护结构。细胞排列不规整,比较疏松,细胞壁较薄。根冠在土壤里经受土粒的摩擦,外层细胞常受到擦伤而脱落,根冠源源不断产生新细胞来补充,使根冠保持一定形状和厚度。根冠的外层细胞往往在被破坏后变成粘液,以减少根冠与土粒摩擦时的阻力,使根冠容易在土中推进。

根冠区的界限比较明显,而其它几个区之间无清晰分界。根冠与维管组织不直接相连,几乎没有吸收功能。

2)伸长区 在生长点的上面,细胞生长很快,增长迅速,同时细胞伸长成园柱形,这部分叫伸长区。伸长区细胞迅速伸长是根在土壤里伸长的主要动力。在伸长的同时,这部分细胞也逐渐分化形成各种不同的组织。大部分细胞经过一段生长后,分裂能力比生长点细胞减弱。

3)根毛区 伸长区以上的根区细胞停止伸长,外层的表皮细胞产生细长的根毛,内层细胞分化为导管、管胞、筛管和根部其它组织,根的构造发育成熟。根毛细胞壁上含有果胶质,使它能与土粒紧密地粘在一起,所以根毛具有吸收作用和使根稳固地直立在土中,根毛区是根系吸收的主要区域。一般根毛只能成活几天或十天。伸长区的细胞不断转化形成新的根毛区细胞。随着根尖在土壤中推进,吸水的根毛区也不断地更新和移动位置,植物根又伸向新的土壤区域吸收水分养分,使植物源源不断得到能量物质的供给。

4)成熟区 根毛区以上的根属成熟区。老的根毛和表皮层脱落以后,内层木栓化的外皮层细胞逐渐代替皮层细胞,成为周皮,起着保护根的作用。该区内根对水和养分吸收能力极弱,内部输导细胞分化得发达,因此主要起输导和固着作用。

1.1.2 研究实验设计与布置

本研究的全部田间试验于 1990—1992 年的冬小麦生育期内完成,试验场所设于北京农业大学科学园内,以下是试验环境与实验概况。

1.1.2.1 田间试区基本概况

试区位于北京农业大学校园东部,约北纬 $39^{\circ}50'$,东经 $116^{\circ}25'$,属山前冲积平原,土壤类型为草甸褐土。年平均光照时数 2600 h,平均气温 $11\sim 12^{\circ}\text{C}$,多年平均降雨量 600 mm(北京市农业区划委员会 1988),无霜期 185 d(北京通县农业推广站 1988)。

土壤剖面从整体上看,虫孔、根孔发达,团粒含量高,反映出较好的结构特征。根据野外土壤调查剖面描述方法将剖面 200 cm 以内的土体划分为 7 层。土壤质地由轻壤、中壤到粘土逐次变重,110~170 cm 范围内出现粘土层,粘土层以下质地又变轻,粘土层厚达 40~60 cm 不等,该层土壤结构紧实,通透性差,平均饱和导水率仅为 $0.223\text{ cm}\cdot\text{d}^{-1}$ 。它的存在对整个剖面的水分和溶质运移以及植物根系的发育产生较大影响。

除表层外,其它各层间土壤容重的差异并不大,均为 $1.46\text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ 左右,40~60 cm 深的容重为 $1.50\text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$,是全剖面的最大值,其田间持水量为 26.10%(体积百分数),为各层次中的最低值,反映出该层结构紧实,大孔隙比例少的特点。

1.1.2.2 田间试验的布置与设计

田间试验设置为 3 个灌溉水量控制标准:①冬后灌 3 次,每次灌水定额 90 mm。②冬后灌 3 次,每次灌水定额 60 mm。③冬后灌 1 次(结合追肥进行),每次灌水定额 60 mm。所有处理冬前均灌 60 mm 的越冬水,以保证冬小麦安全越冬。每个处理设 3 次重复,按标准拉丁方设计(南京农业大学 1990)。试验小区的规划、布置依照水电部灌溉试验规范(SL13-90)(1990)标准进行。每个水分处理区埋设张力计一套(3 次重复),监测土壤剖面水势变化,埋置深度设为:10、20、40、60、80、100、130、160、190 和 210 cm,用瑞士产 Thies Clima Tensiometer 定期测定水势。每个水分处理区埋设地温仪一套(不设重复),监测土壤剖面的温度动态。测温深度分别为 5、10、15、20、40、60、120 和 160 cm。以在 8:00、13:00 和 18:00 测定值的平均值代表土层内的日平均温度。定期用土钻采集土样、烘干法测定剖面土壤水分

的含量,采样与水势和地温的测定同时进行,相互印证。灌水方式为地面管道输水灌溉,用水表控制小区进水量。

1.1.2.3 盆、管栽试验的布置与设计

由于根系生长的复杂性,很难在大田得到完整的根系。为此布置盆、管栽试验,专门测定根系在不同水分条件下的发育特征。

盆栽试验以采集起身前期冬小麦根系为目的。盆栽选用大号瓦盆为容器,盆高 35 cm,上口内径 30 cm,下口内径 23 cm。为防止盆壁蒸发,盆内衬塑料软套。

管栽选用内径为 7.9 cm 的灰色聚乙烯管,布置 60 cm 和 110 cm 二个高度的管长,分别观测起身至拔节和拔节以后小麦根系的生长状况。为便于冲根,沿管纵轴部截为两半,再用管箍箍紧。同样内衬塑料套以防水分沿管壁缝渗出。

盆栽土壤为大田试区表层土壤,过 2 mm 筛后混匀,按设计容重分层捣实。盆栽容重为 $1.32 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 与大田表层容重相同。管栽按高度不同容重值略有差异,60cm 管填土容重为 $1.36 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$,100 cm 管填土容重为 $1.40 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$,与大田状况近似。

盆、管栽试验设计为 2 个水分控制标准:①充分供水条件,以 95% 及 85% 的田间持水量,即土壤容积含水量为 30.8%~27.56% (相当于土壤水势 $-0.03 \sim -0.08 \text{ MPa}$) 为灌水的上下限,以获取正常发育状况的根系特征信息。②严重水分胁迫条件,灌水的上下限定为田间持水量的 60%~50%,即容积含水量为 19.45%~16.21% (相当于 $-0.25 \sim -0.40 \text{ MPa}$ 的水势) 做为灌水标准。每个处理 8 个重复。

为保证顺利出苗,各水分处理的播前含水量均达 95% 的田间持水量标准。小麦品种与大田一致,选用“农大 015”号冬小麦品种。经催芽后播种,盆栽定株 30 棵,相当于 $424.5 \times 10^4 \text{ P} \cdot \text{hm}^{-2}$;管栽定株 2P,相当于 $408.5 \times 10^4 \text{ P} \cdot \text{hm}^{-2}$,这也与大田 $450 \times 10^4 \text{ P} \cdot \text{hm}^{-2}$ 的标准接近。采用称重法控制生产期内各处理的水分含量,称重设备为德国产 Metter PE-24 型电子台称,感量 1.0 g,最大称重 24 kg。

1.1.3 试验观测与参数测定方法

1.1.3.1 冬小麦形体发育的测定

(1) 大田小麦地上部株体发育测定

分别于三叶、冬前、返青、起身、拔节、抽穗、杨花及成熟期等冬小麦发育的几个重要时期测定株体的生长状况与特征参数。在不同水分处理的各个小区采样,分别测定株高、分蘖、叶面积指数、干物质量及初生根、次生根的参数,每个处理测 3 次重复。

(2) 大田小麦根系生长状况的测定

通过测定冬小麦不同生育阶段各层土壤中单位土体根系长度,确定根系发育的特征参数。根长密度的测定采用根钻取样法。大田根系的分布形态用针板法测定。针板法不能反映根系分布的全貌,但能详细反映根系数量和变化最大的层次根的生长与分布状况。

(3) 盆、管栽冬小麦株体发育测定

盆、管栽冬小麦株体发育的测定主要以根系分布特征为主,将各生育阶段小麦根系从盆或管中完整冲出后,测不同生育阶段小麦的初生根与次生根的发育特征包括长度、数量、分枝习性、干物质量和根冠比等参数。此外,将完整根系用于同位素示踪实验,测定根系吸水能力。

将二种水分处理的管栽根系完整冲洗干净,拍照成片用于根系分形特征的计算。

1.1.3.2 土壤物理参数的测定

(1)土壤粒径分析

土壤粒径分析采用吸管法测定(南京土壤所 1978)。土壤质地的分类标准采用美国农业部质地分类标准,将土壤颗粒分为三种粒级:砂粒 2.00~0.05 mm,粉粒 0.050~0.002 mm 和粘粒 <0.002 mm(南京土壤所系统分类组 1991),以此进行质地分类。

为了比较不同土壤质地粒径分布的分形特征,同时分析了北京郊区百各庄粗砂土,河北大名细砂土,北京东北旺粘土和试区土壤粒径分布。

(2)土壤水分特征曲线的测定

根据试区土壤剖面的层次位置,分别在每一层次的代表点采集原状土进行测定,测定在压力板装置中进行,3次重复。

(3)土壤饱和导水率的测定

于采集土壤水分特征曲线样品的同时,采集原状土测定土壤各层的饱和导水率。原状土为直径 5.4 cm 高 3 cm 的圆柱体,用饱和导水率仪测定,5次重复。

(4)植物干物质质量的测定

将植物样品(株体或根系)置于烘箱中,在 70℃ 温度下烘 24 h 后称量。

1.1.4 冬小麦根系的生长与分枝

初生根系与次生根系构成了冬小麦完整的根系系统。从发育特点和吸收功能上看,初生根(种子根)与次生根间存在较大差异。环境条件改变(如土壤湿度变化)对二者的影响很大。

1.1.4.1 根系生物量的累积

冬小麦根系干物质的累积过程与根系总长度的增加速率密切相关,根系伸长速度越快,其生物量的累积速率也越大。但根系生物产量上升并不反映根系的发育程度,而是更直接地表现出光合产物在整个生育期的分配与调节状况。根系生物量的累积在植物生长的全过程中都是不断增加的,但累积速率在各生育阶段差别很大,表现为慢—快—慢的变化趋势。总根、初生根和次生根的干物质累积曲线均呈 S 形,尤其总根与初生根的累积曲线的线型更为典型(图 1-1)。这说明初生根系干物质的累积过程对整个根系干物质的累积影响更直接。在小麦起身期以前的生育阶段中,根系干物质的累积是缓慢增长的。初生根系干物质的累积量占根系总量的 61.3%,表明初生根系在该阶段的根系发育中占有主导地位。起身期至孕穗期是根系(包括初生根系与次生根系)干物质增长最快的时期。至 4 月 26 日,总根质量达 $0.229 \text{ g} \cdot \text{P}^{-1}$,为 3 月 25 日根质量的 3.7 倍。相应初生根系与次生根系干物质分别是前期各干物质质量的 3.5 倍和 4.0 倍(表 1-1)。根系干物质质量的迅速增加,一方面反映出地上部向根系供给的碳水化合物等物质的数量大大增加,促进了根系的发育。另一方面,根系的快速发育也为地上株体生长所需的水和养分物质提供了条件。孕穗期以后,根系干物质的累积几乎停止。从 4 月 26 日到 5 月 25 日,根系干物质的时段增量只占根系总累积量的 5.4%。初生根系的增加则更少,仅占初生根系总累积量的 1.5%。次生根系在该时段的净增量最高,但也只占其干物质总量的 10%。孕穗期以后,根系的木栓化程度加重,死亡速率逐渐超过了根系的发育速率,整体上表现为根系的累积量呈下降趋势。可以认为,冬小麦根系的发育程度在孕穗期就基本达到了最大值。孕穗期以后,根系主要是发挥其吸收功能为地上株体干物

表 1-1 盆栽冬小麦土壤水分在(85%~95%)田间持水条件下的发育特征

Table 1-1 Development of winter wheat in pot with 85%~95% of field capacity

	分蘖 Tillering 11-07*	冬前 Before winter 12-06	起身 Lifting 3-25	拔节 Jointing 04-17	孕穗 Booting 04-26	抽穗 Heading 05-16	成熟 Maturity 06-18
株体 Stand							
株高(cm) Height	12.0	11.5	12.1	36.7	50.8	61.3	60.9
日增量($\text{cm} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{P}^{-1}$) Daily increment	0.40	-0.017	0.006	1.070	1.567	0.553	-0.019
株干物质(g) Dry mass	0.052	0.150	0.205	0.570	0.946	1.471	1.950
日增量($10^{-3} \text{g} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{P}^{-1}$) Daily increment	1.73	3.38	0.50	15.87	41.78	27.63	22.81
总干物质($\text{g} \cdot \text{P}^{-1}$) Total root dry mass	0.014	0.027	0.062	0.167	0.229	0.242	0.238
总根系 Total root system							
日增量($10^{-3} \text{g} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{P}^{-1}$) Daily increment	0.47	0.45	0.32	4.56	18.0	0.68	-0.19
初生根 Primary root							
总根长($\text{cm} \cdot \text{P}^{-1}$) Length of primary root	40.7	61.0	114.9	185.0	255.0	263.0	0
日增量($\text{cm} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{P}^{-1}$) Daily increment	1.36	0.70	0.49	3.05	7.78	0.42	0
根干物质($\text{g} \cdot \text{P}^{-1}$) Dry mass	0.014	0.018	0.038	0.096	0.133	0.135	0.130

表 1-1(续)

	分蘖 Tillering 11-07	冬前 Before winter 12-06	起身 Lifting 3-25	拔节 Jointing 04-17	孕穗 Booting 04-26	抽穗 Heading 05-16	成熟 Maturity 06-18
日增量($10^{-3}g \cdot d^{-1} \cdot P^{-1}$) Daily increment	0.47	0.14	0.18	2.52	4.11	0.11	-0.24
R_b	1.12	1.78	2.04	2.27	2.20	2.24	0
次生根 Adventitious roots							
总根长($cm \cdot P^{-1}$) Length of nodal root	0	31.6	69.2	145.2	189.5	253.6	0
日增量($cm \cdot d^{-1} \cdot P^{-1}$) Daily increment	0	1.09	0.34	3.30	4.29	3.37	0
根干质量($g \cdot P^{-1}$) Dry mass	0	0.009	0.024	0.071	0.096	0.107	0.108
日增量($10^{-3}g \cdot d^{-1} \cdot P^{-1}$) Daily increment	0	0.31	0.14	2.04	2.78	0.58	0.05
R_b	0	0	0.34	0.63	1.46	1.60	0
根冠比(R/S) Root/shoot ratio	0.269	0.180	0.302	0.293	0.242	0.165	0.122
初生根质量/总根质量 Primary root/total root	1.00	0.667	0.613	0.575	0.581	0.559	0.548

注: R_b 为单位根长分枝数; P^{-1} 为每株; * 为月-日Note: R_b stands for branches per unit of root length; P^{-1} stands for per plant; * month-day.

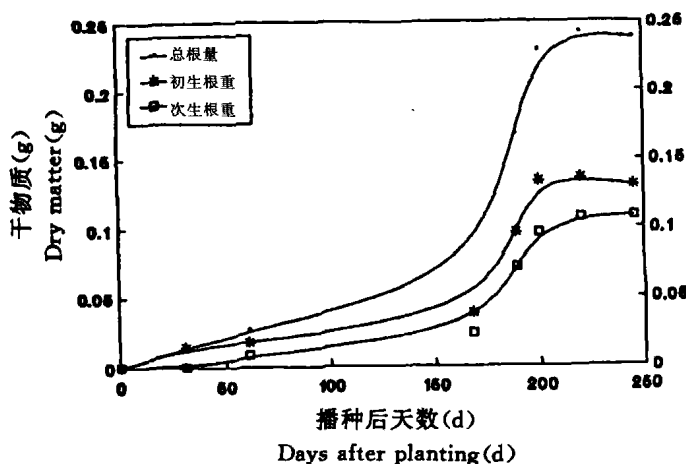


图 1-1 根系干物质的累积增长过程

Fig. 1-1 Accumulation of root dry matter

质的积累提供足够的营养物质,而不是继续扩大根系的生长。正常水分条件下,根系干物质的累积过程在时间上呈指数形式增长,可表为:

$$W_t = 0.0102 \times e^{3.3913t}$$

$$R^2 = 0.9339$$

(1.1)

式中, W_t 为根系干物质总量($\text{g} \cdot \text{P}^{-1}$); t 为干物质累积时间。

初生根系与次生根系干物质累积过程和累积速率在相同或不同的水分处理间都存在差异。碳水化合物等营养物质在二者间的分配比例是随生育时间变化的。在初生根系干物质的阶段累积增量曲线(图 1-2)上同样显示出有 2 个峰值的变化,即两个相对快速发育阶段。

分蘖期以前,次生根系尚未发育,碳水化合物的供给全部用于初生根系的生长,干物质的阶段累积量达到 $0.014 \text{ g} \cdot \text{P}^{-1}$,累积速率为 $4.70 \times 10^{-4} \text{ g} \cdot \text{P}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ 。冬小麦分蘖以后,次生根系开始在分蘖节上发育,在适宜的水分条件下,供给根系的碳水化合物似乎更多用于次生根系的发育而不是二者等量分配。试验结果表明,从 11 月 7 日到 12 月 6 日的 30 d 中,次生根的累积速率为 $3.1 \times 10^{-4} \text{ g} \cdot \text{P}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$,而初生根的干物质累积增量为 $4 \times 10^{-3} \text{ g} \cdot \text{P}^{-1}$,日增量仅为 $1.4 \times 10^{-4} \text{ g} \cdot \text{P}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$,不到次生根的 1/2。初生根系干物质累积速率仅为前期的 1/33。尽管初生根系与次生根系干物质累积过程在冬前均有一个快速增长过程,但其绝对量在整个生育期根系的发育中所占比重仍是很小的。孕穗期不论初生根系还是次生根系其阶段增量都达到了全生育期的最高值,但初生根系的阶段增量高于次生根系(表 1-1)。

初生根系与次生根系占总根系的比例在整个生育期是不断变化的。就盆栽试验的结果而言,初生根系的干物质占根系干物质总量的比例一直高于次生根系,但这个比例随着冬小麦生长时间的增加而不断下降,由 1.0 降到 0.548(表 1-2)。这一方面说明初生根系在冬小麦一生中起着非常重要的作用,初生根系发育的好坏对小麦生长意义很大。另一方面还表