

旱地冬小麦

根冠控制与 水分利用效率

马守臣 王锐 著



西安地图出版社

旱地冬小麦根冠控制与水分利用效率

马守臣 王锐 著

西安地图出版社

图书在版编目(CIP)数据

旱地冬小麦根冠控制与水分利用效率/马守臣,王锐著. 西安:
西安地图出版社,2009.5

ISBN 978-7-80748-404-2

I. 旱… II. 马… III. 旱地-冬小麦-根系-研究 IV. S512.101

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2009)第 068612 号

旱地冬小麦根冠控制与水分利用效率

马守臣 王锐 著

西安地图出版社出版发行

(西安市友谊东路 334 号 邮政编码:710054)

新华书店经销 西安地质矿产研究所印刷厂印刷

850 毫米×1168 毫米 1/32 开 5 印张 176 千字

2009 年 6 月第 1 版 2009 年 6 月第 1 次印刷

印数 0001—1000

ISBN 978-7-80748-404-2

定价:20.00 元

前 言

干旱是一个世界性问题。目前,世界上干旱地区约占土地面积的 36%, 占总耕地面积的 42.9%, 其他地区也常因受季节性干旱或难以预测的不定期干旱而导致作物减产。据统计, 世界性干旱导致的减产可超过其他因素造成减产的总和。在我国干旱、半干旱地区占国土面积的 47%, 占总耕地面积 51%。自上世纪下半叶以来, 我国农业取得了显著的成绩, 但我国农业的高产出都是以高投入为基础的。我国农业用水占总用水量的 70%, 农业灌溉水利用率不及发达国家的 40%。这种高耗低效农业用水, 导致了水土资源的过度开发, 加剧了水资源的短缺。特别是随着工业用水的剧增、环境污染和气候反常, 更加剧了水资源的短缺程度, 造成干旱逐年加重, 频率逐渐增加。据专家预测, 到 2020 年前后, 我国可供农业用水总量不会增加, 有限的地下水也只能维持农作物短期生长的需要, 农业缺水形势将更趋严峻。

面对水资源日益紧张的严峻形势, 如何用好有限的水资源, 开展农业高效用水研究, 已经成为节水农业的关键所在。其中, 如何提高作物的水分利用效率(Water use efficiency, WUE)是节水农业研究的核心问题, 是缺水条件下农业得以持续稳定发展的关键所在。各种节水技术、节水措施的应用, 归根结底是为了提高农业水分利用效率。水分利用效率包括灌溉水利用率和降雨利用率两个方面。在我国北方干旱与半干旱的雨养农业区, 由于水资源日益困乏, 作物缺少可供利用灌溉水源, 因此, 重视现有降水资源挖潜工作就更为重要, 发展节水农业的核心就是要提高当地天然降水的利用效率。其中, 提高农作物自身的水分利用率, 实现生物节

水,对于缓解水资源紧张形势,保障区域粮食安全和社会可持续发展具有更为重要的意义。

提高农作物自身水分利用效率,可以从两方面入手,一是选择高 WUE 的作物品种,二是通过各种技术措施对根冠加以控制,以期减少作物对土壤水分的过度消耗来提高水分利用效率。小麦是我国主要的粮食作物,其栽培地区都不同程度地存在着干旱问题。在干旱、半干旱的雨养农业地区,干旱胁迫更是限制小麦高产的重要因子。因此,对小麦的抗旱节水研究,一直都是学术界关注的研究热点,尤其是选育高 WUE 小麦品种一直都受到特别的重视。尽管 WUE 是可遗传性状,定向培育高 WUE 品种是可能的,但由于 WUE 受多种因素影响,确定控制作物 WUE 的主要形态和生理性状仍然比较困难。因此,在生产实践上,通过各种技术措施对根冠加以控制,以期减少作物对土壤水分的过度消耗来小麦作物的水分利用效率就显得尤为重要。

在干旱条件下,作物个体间竞争最强烈的环境资源是土壤水分,而竞争土壤水分最直接的器官就是根系。从种群进化来看,大根系预示着个体对水分具有较强的竞争能力。但对田间作物生产来说,作为水分吸收的主要器官,根系并非越多越好。根系过于庞大,势必增大对地上部分的供水强度和供水量,提高叶片蒸腾强度,使水分大量散失。特别是在水资源利用受限制情况下,这将导致花后土壤墒情恶化,不利于群体产量和水分利用效率的提高。因此,本研究以干旱区农业生产条件,特别是土壤水分特性为背景,通过盆栽和田间试验相结合,在小麦生长的前期通过人工措施,对根冠进行控制,来影响作物对水分的吸收和散失,以期达到提高水分利用效率的目的,并通过对根信号行为进行监测,结合植物根冠通讯方面的有关理论,对干旱区小麦群体抗旱策略和机理进行研究,这对于干旱区作物的抗旱生产将具有重要的理论及实践价值,也将为干旱区作物抗旱育种研究提供新的思路。全书共分为八章:第一章绪论,主要介绍根系与土壤水分关系方面的研究

进展以及本研究的研究目的和意义;第二至八章是关于根冠控制与水分利用效率关系试验研究;第九章则对旱地冬小麦水分高效利用的发展趋势进行了论述。全书各篇章既相互独立,又有机联系在一起,从不同方向来研究和论述提高旱地小麦水分利用效率的措施与途径,在重视作物地上部“光—叶系统”调控的同时,强调对作物地下部分的调控对提高水分利用效率的作用。

本研究是在中科院“百人计划”基金项目支持下完成的。本研究在实施过程中,得到导师李凤民教授的悉心指导,同时,还得到中国科学院水土保持与生态环境研究中心的徐炳成、黄瑾、陈惠霞老师的热情帮忙。在此一并对他们表示衷心的感谢!本书的出版得到黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室基金(10501—229)和河南理工大学博士基金项目(B648249)资助。

由于作者研究水平、研究条件和研究时间的局限,还有许多与本研究密切相关的问题未曾涉及,有些虽有涉及但由于条件限制未能作深入研究,更重要的是,本书所涉及的许多问题多带有探讨性质,其方法和结论有待进一步检验和完善。因此,本书中存在的不妥甚至错误之处,敬请谅解并不吝赐教。

作 者
2009年4月于焦作
河南理工大学

目 录

第一章 绪 论	(1)
第一节 小麦根系与土壤水分的关系	(2)
一、土壤水分与小麦根系的发育	(2)
二、土壤水分与小麦根生物量、根冠比	(3)
三、土壤水分与根系分布、根长密度	(4)
四、土壤水分与小麦根系生理指标的关系	(5)
第二节 小麦抗旱育种过程中与根系有关的遗传改良	(7)
一、根系构型、数量和解剖结构的遗传改良	(7)
二、根系质量的遗传改良	(9)
第三节 根系对气孔行为的调控及根冠通讯理论对节水实践的指导	(10)
一、根系对气孔行为的调控	(10)
二、非水力信号的提出	(11)
三、根源信使的确认	(12)
四、根冠通讯理论对节水实践的指导	(14)
第四节 根、茎修剪应用于作物生产实践的理论依据及其研究现状	(15)
一、生长冗余理论	(16)
二、根冠通讯理论	(17)
三、生活史对策理论	(19)
四、有关根修剪的研究现状	(19)

第五节 研究意义与研究内容	(21)
一、研究意义	(21)
二、研究内容	(24)
三、技术路线	(25)
 第二章 伤根触发的信号传递对冬小麦幼苗根冠生 长和气孔行为的调控	(26)
第一节 材料与方法	(27)
一、试验材料 and 设计	(27)
二、采样和测定	(27)
第二节 结果与分析	(28)
一、土壤含水量变化	(28)
二、叶片水分状况	(29)
三、气孔导度、蒸腾速率和信号调控	(30)
四、根修剪对冬小麦叶绿素荧光参数的影响	(31)
五、株高和叶面积	(32)
六、根修剪后地上、地下生物量和根冠比的变化	(33)
第三节 讨 论	(33)
 第三章 根修剪对冬小麦的根量、竞争能力和水分利用 效率的影响	(37)
第一节 盆栽试验	(38)
一、材料与方法	(38)
二、结果与分析	(40)
三、讨 论	(48)
第二节 大田试验	(52)
一、材料与方法	(52)
二、结果与分析	(54)

三、讨论·····	(60)
-----------	------

第四章 根修剪对冬小麦根活力、非水力根源信号 及水分利用效率的影响 ····· (64)

第一节 材料与方法 ·····	(65)
一、试验材料 and 设计·····	(65)
二、采样和测定·····	(66)
三、非水力根源信号的监测·····	(67)
第二节 结果与分析 ·····	(68)
一、根修剪对冬小麦根活性、非水力根信号的影响 ·····	(68)
二、地上、地下生物量及根冠比 ·····	(72)
三、光合速率、根呼吸速率和根系效率 ·····	(73)
四、产量性状及收获指数·····	(73)
五、耗水量和水分利用效率·····	(74)
第三节 讨论 ·····	(75)

第五章 根修剪对黄土旱塬冬小麦根系分布、根系 效率及产量形成的影响 ····· (79)

第一节 材料与方法 ·····	(80)
一、试验地点的自然条件·····	(80)
二、试验材料与 design·····	(80)
三、测定方法·····	(81)
第二节 结果与分析 ·····	(82)
一、根系生物量的分布·····	(82)
二、群体动态和花期冠层内透光率·····	(83)
三、气孔导度和蒸腾速率·····	(84)
四、光合作用和根呼吸·····	(85)

五、产量性状、收获指数及水分利用效率	(86)
第三节 讨 论	(87)
第六章 根修剪对冬小麦的耐旱性及干旱胁迫下的 生理响应机制的影响	(90)
第一节 材料与方法	(91)
一、试验材料 and 设计	(91)
二、测定项目及方法	(92)
第二节 结果与分析	(92)
一、根修剪对 F_v/F_m 和 F_v/F_0 的影响	(92)
二、根修剪对 $\Phi PS II$ 和 ETR 的影响	(93)
三、根修剪对 q_P 和 NPQ 的影响	(94)
四、产量性状及抗旱系数	(95)
第三节 讨论	(96)
第七章 冬小麦分蘖冗余生态学意义以及减少冗余 对水分利用效率的影响	(98)
第一节 材料与方法	(99)
一、试验材料 and 设计	(99)
二、采样和测定	(100)
第二节 结果与分析	(101)
一、光合特性	(101)
二、气孔导度、蒸腾和叶面积	(102)
三、株高及其穗的大小不整齐性	(103)
四、籽粒产量及其水分利用效率	(104)
第三节 讨论	(104)
第八章 根系冗余对小麦产量形成的影响	(107)

第一节 材料与方法.....	(108)
一、试验材料 and 设计	(108)
二、测定方法	(109)
三、数据分析	(109)
第二节 结果与分析.....	(109)
一、地上、地下生物量及根冠比.....	(109)
二、光合速度和根呼吸速率	(110)
三、物质积累	(111)
四、产量性状	(111)
第三节 讨论.....	(112)
 第九章 旱地冬小麦水分高效利用技术及其发展方向	
.....	(115)
第一节 农艺节水技术.....	(116)
一、耕作保墒技术	(116)
二、农田覆盖保墒技术	(117)
三、水肥耦合技术	(118)
第二节 生物节水技术.....	(119)
一、有限灌溉技术	(119)
二、化学调控技术	(121)
三、生物技术与高 WUE 品种的培育	(122)
第三节 旱地冬小麦水分高效利用技术发展趋势.....	(123)
一、根冠通讯与水分高效利用	(123)
二、基于遥感和地理信息系统支持下的精细灌溉技术	
.....	(125)
 参考文献	(128)
作者简介	(149)

第一章 绪 论

在干旱、半干旱雨养农业区,由于缺少外来水源和地下水源的灌溉条件,发展节水农业的核心主要是提高当地天然降水的利用效率^[1]。然而,由于降水的总量少,且年际和年内间变化率大,水资源短缺是一直限制农业持续发展的主要原因。因此,通过挖掘作物节水增产潜力,合理地利用有限的水资源,提高水分的利用效率,最大限度地发挥农业生产效益是发展节水农业的根本途径之一。在这些地区年平均降水量为 400~600 mm,而大部分降水量又集中在 7—9 月份。在小麦生长季节降雨量仅为 150~240 mm,降雨量小于此期间潜在的水分蒸腾蒸发量,远远不能满足作物的需求,小麦生长主要依赖是上一年土壤储水量^[2]。土壤中可利用水的数量对作物生长和生产具有很重要的影响^[3]。因此,通过减少土壤水分蒸发来提高水分的利用效率是很重要的^[4-6]。此外,通过栽培措施调控根冠行为和高 WUE 品种选育在提高作物本身水分利用效率方面也有重要作用。关于提高作物本身水分利用的研究主要集中在地上部分,然而,植物地下根系是对土壤水分地直接吸收部位和对土壤干旱的最早感知者,根系的功能制约着小麦冠层的发展与资源利用效率,是决定小麦抗旱性和产量的重要方面。从这个意义上讲,研究提高土壤水分利用的途径应该首先着眼于植物根系的研究。因此,以半干旱区农业生产条件,特别是土壤水分特性为背景,对旱地冬小麦根系特征与其抗旱关系进行分析,并结合植物根冠通讯方面的有关理论,来研究提高干旱区作物水分利用效率研究的新途径,对干旱区作物的抗旱生产将具有重要的理论及实践价值。

第一节 小麦根系与土壤水分的关系

作物根系发育、分布、不同生育时期根系吸收水分和养分的能力以及不同环境条件下根系的变化,对调控作物生产都具有十分重要的意义^[7]。植物根系的一个重要作用就是从土壤中吸收水分,其吸收数量的多少,不仅受土壤物理机械特性的制约,而且还受根系生长状况和代谢作用的影响^[8-10]。植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]。植物根系的分布是和土壤水分有关的,根系本身的发生、发育和生理变化在很大程度上也取决于土壤的水分状况。而植物对各土层水分的利用状况取决于土层中根系分布量、根系吸水速率及有效含水量。尤其在土壤干旱条件下,根系吸水量能否满足作物蒸腾需水量,直接影响到作物生长以及产量形成。因此,对根系生长特征与土壤水分之间关系的深入探讨,有助于安排避免或缓减作物遭受水分胁迫的农艺栽培措施,可为农业节水增产实践提供有效的理论指导。

一、土壤水分与小麦根系的发育

小麦的根系按照着生部位和生长顺序的不同,可以分成初生根、次生根。冬小麦初生根与次生根的发育、生长及产生侧根数量首先是由遗传性决定,在不同的发育阶段,不仅根系生长、特征各异,而且对土壤水分条件的响应程度也是不同的。初生根主要受遗传特性控制,在土壤水分胁迫条件下,具有较强抗逆能力,主要体现在一二次根的数量受水分影响很小,但低于田间持水量的60%时,初生根适应调节能力就会丧失^[13]。次生根极易受水分状况环境影响,可塑性较大,水分对根系调节主要通过影响次生根实现^[13,14]。次生根对水分的敏感性,表现之一是次生根的发育数量。不同时期水分的供应状况,对次生根形成的影响是不相同的。

在返青期和拔节期灌水,增加单株的次生根数的效果最为明显^[15]。拔节、孕穗期是次生根发育最多时段,其数量多少受土壤水分状况影响较大,在田间持水量 80% 以上,是最有利于次生根发育的水分环境。然而,当土壤水分低于田间持水量 60% 时,次生根数量发育受到严重抑制^[16],同时极稳定的初生根一次根的数量也有所降低。由于根数是决定根系功能的一个重要标志,因此,保证根系生长的水分环境高于田间持水量的 60%, 应是调控根系生长与功能的必要前提^[17]。

小麦不同生育阶段对干旱胁迫的适应能力也不相同^[18],小麦生育前期根系对干旱胁迫的适应能力强,后期适应能力逐渐下降,因而受胁迫的影响也较大,尤其在抽穗期(根系生物量达最大值时)后,干旱胁迫的影响最为显著。在小麦生育前期,适当水分胁迫可促进初生根生长发育,增强分枝能力,延长根系活性时间,有利于侧根稳定生长与功能发挥。轻度水分胁迫后复水,还会显著促进次生根生长发育,使次生根根长、根重及二三次根数与长度明显增大,延长根系活性时间^[13]。因此,前期使冬小麦遭受轻度水分胁迫,后期尤其是孕穗期再将胁迫解除,能增强根系整体吸收功能,可使根系在扬花后作物生殖生长敏感时期发挥重要作用,有利于实现节水增产双重目标。复水对初生根影响则较小,显示出较大稳定性。但重度水分胁迫复水后,初生根、次生根仍表现出很强补偿生长能力。胁迫程度愈深,根系受水分激励效应愈明显。因此,保持土壤适宜的含水量对小麦根系的生长发育至关重要,特别是在生长后期,适宜的水分供应对延缓根系衰老,提高小麦有效小穗数和千粒重具有十分重要的意义。

二、土壤水分与小麦根生物量、根冠比

根系生物量是衡量根系发达程度的一个重要指标。小麦根生物量与土壤相对含水量呈极显著正相关关系^[16]。而梁银丽和陈培元研究发现,在严重缺水条件下(土壤相对含水量为 40%),小

麦根系生长严重受阻,根重明显降低;在土壤供水条件改善后(相对含水量为55%~60%),根系生长和根重显著增加,根系干重达到最大值;随着土壤相对含水量的进一步增加,根系干物质重量又明显降低^[18]。一般认为,小麦根重的变化在生长前期似乎呈指数曲线增长,而在后期从总体上看,呈下降趋势^[19-21]。另外,土壤水分状况影响根系最大生物量持续时间的长短,在正常水分条件下维持时间较长,而在干旱条件下维持的时间明显缩短。

小麦根冠比是反映根系与地上部生长协调状况的重要指标^[22, 23]。根冠比是在环境因素作用下,经过作物体内许多基本变化过程及自我适应、自我调节后最终表现出的综合指标。在受到水分限制时,根冠比呈增长趋势。一般认为,根系从土壤中获得的水分首先维持其自身生长发育需要,因而表现为在根系受到水分胁迫时的危害程度较地上部轻,根冠比增大。但当土壤相对含水量低于40%时,根系生长也会受到严重抑制,导致小麦早衰,籽粒灌浆不良,粒重下降^[22, 24]。冯广龙的研究结果表明,小麦冠层对根系起抑制作用的土壤水分下限为土壤相对含量的40%;若根冠比在生育前期比例严重失调(根/冠<10),小麦在生长后期为了恢复根冠平衡,无论土壤供水状况如何,对根系生长均会起到促进作用,供水量越大,根冠比越大^[25]。因此,为避免根冠生长之间出现相互抑制的现象,获得较高的经济产量,可通过调控土壤水分供应状况协调小麦的根冠比。

三、土壤水分与根系分布、根长密度

根系在土壤中的时空分布是反应根系发达程度和植物耐旱性的又一指标。土壤水分状况影响着根系的分布。在土壤水分正常条件下,根系生物量主要集中在上层;土壤轻度干旱时,根系在下层的分布明显增多;若土壤严重干旱,尽管根系生物量在下层的分配比例较高,但其绝对量显著减少^[15, 16, 26]。可见,水分胁迫有利于根系在土壤深层的分布,这是植物对于干旱环境的一种适应性

变化。在干旱条件下,根系向深层的发育有利于尽可能吸收较多的水分,以满足根系本身和地上部分的需要^[27]。小麦根系长度对水分反应十分敏感,当土壤相对含水量为40%时,根系的延伸生长严重受阻,根长变短;当土壤水分状况良好时,根长显著增加;在土壤相对含水量在55%左右时,根系长度最大,随着土壤含水量的进一步提高,根系长度又趋于降低^[28]。由于根系功能主要取决于根长和根长密度^[29],而根系下扎深度基本取决于初生根一次根长度,初生根一次根最大伸长量出现在孕穗期;土壤各层根长密度又更多地依赖于次生根,而初、次生根在孕穗、抽穗期会产生大量侧根,因此,对根系的调控应安排在拔节至抽穗阶段。

四、土壤水分与小麦根系生理指标的关系

土壤水分的变化首先引起根系的生理变化,当根系生理变化发展到一定程度时就会引起根系形态结构的变化。根系比表面积作为一种反应单位体积根系活性吸收面积大小的指标,在评价植物根系活力方面被广泛采用。土壤水分条件明显影响小麦根系活性吸收面积。在严重水分胁迫条件下,小麦根系比表面积显著降低,随着土壤含水量的增加,根系比表面积增大,当土壤相对含水量为54%~57%时,根系比表面积最大,但随着土壤含水量的进一步增加,比表面积又趋下降^[30]。可见适宜的土壤含水量有利于增加根系活性吸收面积。小麦伤流液在一定程度上能够反映土壤中的水分状况,可以作为诊断水分亏缺程度和根系活力强弱的指标之一^[31]。小麦伤流量随土壤含水量的下降而减小,两者之间有极显著的相关性。土壤水分不仅影响根系活力,而且还直接影响着小麦根系内部的水分状况。土壤相对含水量与根水势之间存在着极显著的正相关关系。当小麦根区土壤水分严重不足时,就会抑制根系对土壤水分的吸收,根水势显著降低^[23, 32]。

土壤水分状况也影响着根系的呼吸速率。小麦根系的呼吸速率随土壤含水量的降低呈指数下降,其下降幅度在花期最

大^[33-35]。在孕穗至花期是小麦需水的临界期,此期间植株对干旱胁迫的忍耐能力最低,当土壤相对含水量小于 60% 时,就会导致根系呼吸速率的显著下降,最终导致大量小穗退化,结实率降低。耐旱型小麦与干旱敏感型小麦相比,干旱时耐旱型小麦的根呼吸降低,而干旱敏感型小麦的根呼吸增加^[36, 37]。对幼苗进行渗透胁迫处理后发现,在胁迫初期(72 h),由于水分胁迫对呼吸的直接影响造成根系呼吸速率降低,但随胁迫时间延长,底物不足则是限制呼吸的重要因素。可见干旱胁迫不仅降低根系呼吸速率,而且还改变根系的呼吸途径^[34, 37]。

植物在干旱胁迫下的质膜损伤和膜透性的增加是干旱伤害的本质之一。小麦根系的生物膜系统是对逆境伤害最敏感的部位。研究发现,小麦根系质膜相对透性和小麦根系膜脂过氧化水平,随干旱胁迫的加强而增大,相互之间呈显著正相关^[36, 38]。干旱引起的膜伤害是由于机体自由基产生过多或抗氧化防御系统作用减弱,体内自由基不能被完全清除而累积,进而诱发脂质过氧化作用而致生物膜损伤。自由基是机体正常代谢产物,虽然它在细胞代谢过程中连续不断地产生,由于机体内存在防御系统,故正常情况下其代谢保持平衡状态。植物体内对自由基损伤的防御主要通过植物体内的保护酶进行,主要有 SOD(过氧化物歧化酶)、CAT(过氧化氢酶)和 POD(过氧化物酶)等保护酶。植物之所以在逆境条件下具有一定的抗逆能力,与这些体内的保护酶作用有密切关系^[39]。土壤水分影响保护酶的活性,在轻度水分胁迫下,根系的以上 3 种保护酶活性均增强;重度干旱胁迫使保护酶活性下降,不能有效地起到缓解或降低膜脂过氧化水平的作用,造成质膜透性增加,根系物质合成受阻,最终影响小麦生长。