

## 土壤水分变动对冬小麦干物质分配及产量的影响

陈晓远

罗远培

(中国农业大学资源与环境学院) (中国农业科学院气象所)

**摘要** 以冬小麦品种北农 6 号为材料, 采用温室盆栽试验, 研究了土壤水分变动条件对冬小麦干物质增长分配率及产量的影响。结果表明, 水分胁迫 致使植株的干物质累积减少、产量降低, 对叶片干物质累积的影响大于茎鞘, 对穗干物质累积的影响小于茎鞘和叶片。因此, 水分胁迫促进了光合产物向籽粒的调运。复水后, 植株各器官的干物质累积和产量都有不同程度的提高, 形成了适应新水分条件的根、冠结构和功能。但是, 不同时期恢复供水, 对植株各器官干物质增长和产量形成的促进作用有所不同。拔节期复水对根重、叶重和穗重增长的促进作用都很大, 其产量也是所有复水处理中最高的。

**关键词** 冬小麦; 土壤水分变动; 增长分配率; 产量

**分类号** S512.1; S071; S311

## Effect of Fluctuated Soil Water Condition on Dry Matter Allocation and Grain Yield in Winter Wheat

Chen Xiaoyuan

Luo Yuanpei

(College of Natural Resources and Environmental Sciences, CAU)

(Agrometeorological Institute, CAAS)

**Abstract** Greenhouse experiments were carried out with wheat (BeNong 6). The effect of soil water fluctuation on dry matter allocation and grain yield in winter wheat were studied. The results indicated that water stress decreased dry matter accumulation and grain yield of winter wheat, larger effect on the leaf dry matter accumulation than that of the stem, with the least effect on the spike dry matter accumulation. Water stress promoted allocation of photosynthetic product to the seed. Rewatering increased dry matter accumulation of each plant organ and grain yield to a varied extent, forming a new root and shoot system. But rewatering during different growth period had a different effect on dry matter accumulation of each plant organ. Rewatering during jointing stage had the largest effect on root, leaf, spike dry matter accumulate and gain yield.

**Key words** winter wheat; soil water fluctuation; increase-allocation ratio; grain yield

作物的生长发育和最终产量的形成过程, 实际是作物与环境间的物质-能量转化, 以及受环境影响的根、冠间物质分配、积累和能量平衡的过程<sup>[1,2]</sup>。冬小麦地下、地上部各器官的增长并不是同时等量的, 而是按一定次序, 在不同时期有不同的增长分配中心, 当土壤水分条件发生变动时, 这种增长次序还要变化。各器官干物质累积转化的多少可用干物质增长分配率

收稿日期: 2000-05-11

国家重点基础研究发展规划资助项目(G1999011709)和国家自然科学基金资助项目(49971042)

陈晓远, 北京市海淀区中关村南大街 12 号中国农科院气象所, 100081

$(w_i^j)^{[1]}$  表示, 它反映了不同时期各器官的生长分配动态。本研究正是从这样的认识出发, 采用前期干旱—分蘖期(拔节期、开花期和灌浆期)复水—而后再干旱的土壤水分条件, 通过研究  $w_i^j$  的变化动态, 来揭示水分变动条件对冬小麦干物质分配和产量的影响机制, 为作物对土壤水分变动响应的整体性理论提供依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验设计

本研究所使用的数据是 1997~1998 年在中国农业大学科学园温室测得的, 土壤类型为草甸褐土, 最大毛管持水量 21.05%, 折合 1 m 土体贮水量 278.91 mm。供试品种为北农 6 号, 采用管栽方法。管子材料为灰色 PVC 硬塑, 管内径 10 cm, 长 100 cm, 管子内衬塑料薄膜, 以便取样和防止水分渗出。每管施磷酸二氢铵 3 g, 将肥料和土壤混匀后按容重  $1.325 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  装管。为防止根系盘结, 底部装有约 5 cm 厚的沙土。精选种子, 在冰箱内春化后播种, 长到三叶一心时 ( $t_{\text{DAP}} = 10 \text{ d}$ , 或  $10 \text{ DAP}$ , 播种后天数) 定苗, 按大田播种密度折算, 每管定株 4 棵。此时分别以最大毛管持水量的 80% (充分供水)、60% (中度胁迫)、40% (重度胁迫) 3 个水平开始控制土壤水分含量, 分蘖期 ( $t_{\text{DAP}} = 28 \text{ d}$ )、拔节期 ( $t_{\text{DAP}} = 35 \text{ d}$ )、开花期 ( $t_{\text{DAP}} = 54 \text{ d}$ ) 和灌浆期 ( $t_{\text{DAP}} = 63 \text{ d}$ ) 时恢复供水, 复水持续时间均为 8 d, 并以全生育期一直保持恒定水分的处理作为试验的对照。控水方法为, 每隔 1 d 对管子称重 1 次, 低于灌水定额的进行补水。

本试验共设置 13 个处理, 每个处理重复 3 次, 每次 10 个管栽, 试验总共有 390 个管栽。A, B, C 为水分恒定处理, 其中 A (80%) 为充分供水, 作为试验的湿润对照; B (60%) 为中度胁迫, 作为试验的中度干旱对照; C (40%) 为重度胁迫, 作为试验的重度干旱对照。B-A 1, B-A 2, B-A 3, B-A 4 分别为在分蘖期、拔节期、开花期和灌浆期从 B 水分复水至 A 水分的处理; C-A 1, C-A 2, C-A 3, C-A 4 分别为在分蘖期、拔节期、开花期和灌浆期从 C 水分复水至 A 水分的处理; C-B 1, C-B 2 分别为在分蘖期和拔节期从 C 水分复水至 B 水分的处理。

### 1.2 取样及测定方法

分别在三叶期 ( $t_{\text{DAP}} = 11 \text{ d}$ )、分蘖期 ( $t_{\text{DAP}} = 29 \text{ d}$ )、拔节期 ( $t_{\text{DAP}} = 36 \text{ d}$ )、孕穗期 ( $t_{\text{DAP}} = 42 \text{ d}$ )、抽穗期 ( $t_{\text{DAP}} = 49 \text{ d}$ )、开花期 ( $t_{\text{DAP}} = 56 \text{ d}$ )、灌浆期 (在  $t_{\text{DAP}} = 64, 71, 81 \text{ d}$  各取 1 次样) 和收获期 ( $t_{\text{DAP}} = 92 \text{ d}$ ) 取样, 每次 3 个重复。取样方法为, 先将长有小麦的土柱从管子中取出, 放入水池中浸泡, 直至土柱变得松散, 然后用水冲洗根系, 最后从水中取出完整的植株, 将根和冠 (包括叶片、茎鞘和穗子) 从茎基部分开, 分别放入称量瓶中, 用烘干法测定干重。

### 1.3 干物质增长分配率的计算

在小麦生长过程中, 各部器官的增重与全株增重之比, 称为增长分配率 ( $w_i^j$ ), 即

$$w_i^j = (m_i^j - m_i^{j-1}) / (m^j - m^{j-1})$$

式中  $m^j$  表示全株某时期 (第  $j$  次取样时) 根冠总干重;  $j$  表示取样次数序号,  $j = 0, 1, 2, \dots, 10$ ;  $m_i^j$  表示某器官某时期的干物重;  $i = 1, 2, 3, 4$ , 分别表示根、茎鞘、叶片、穗。

由于根冠各器官间也有物质的转移, 所以  $w_i^j$  可能为正, 可能为负, 也可能为 0; 绝对值也可能大于 1<sup>[3]</sup>。不同范围的  $w_i^j$  反映了各器官重量变化与全株增重的不同比例。当  $0 < w_i^j < 1$  时, 表示在某阶段干物质转移平衡后该器官输入大于输出, 但输入量不超过全株增量;  $w_i^j > 1$ , 表示某阶段该器官增重超过了全株增重, 其他器官对该器官有干物质输入;  $w_i^j = 0$ , 表示某阶

段该器官干物质输入与输出平衡;  $w^i < 0$ , 表示该器官某阶段平衡后, 输出大于输入, 干物重下降。

## 2 结果与分析

### 2.1 恒定水分条件下冬小麦干物质增长分配率的变化动态

**2.1.1 供水充分条件下干物质增长分配率的变化动态(表1)** 幼苗期, 根的增长分配率最大, 其次是叶片, 茎鞘最小。分蘖期, 叶片的增长分配率上升为第一位, 茎鞘开始迅速增加并逼近根; 至拔节期, 茎鞘的增长分配率变为第一, 并在孕穗时达到峰值, 此后转为下降。小麦开花后, 穗的增长分配率上升为第一, 叶片超过茎鞘而变为第二, 直到收获期, 此时根的增长分配率下降为负值。说明根在开花后, 死亡、脱落增多, 干物质停止增长并转而开始向穗部净输出, 同时, 茎鞘和叶片也开始向穗部输送干物质, 穗的干物质增长分配率迅速上升。在抽穗到乳熟之间, 穗的增长分配率从零开始, 不断增大, 并大于1, 穗的增重超过了全株增重, 这是根、茎鞘和叶片干物质向穗部输入的结果。

表1 对照A(充分供水)各器官的干物质增长分配率

$w / \%$

播种后天数 $t_{DAP}/d$	生育期	根	茎	叶	穗
11	三叶期	0.555 8	0.143 5	0.300 7	
29	分蘖期	0.275 7	0.265 3	0.459 1	
36	拔节期	0.205 2	0.395 3	0.310 7	
42	孕穗期	0.144 6	0.610 2	0.245 3	
49	抽穗期	0.000 4	0.167 7	0.121 6	0.101 5
56	开花期	-0.013 1	0.080 7	0.173 1	0.232 7
64	灌浆期	-0.052 0	0.075 5	0.088 0	0.385 0
71	灌浆期	-0.072 0	0.021 0	0.023 7	1.725 1
81	灌浆期	-0.082 9	-0.017 0	0.008 4	1.091 4
92	成熟期	-0.002 3	0.004 7	-0.007 9	1.005 3

**2.1.2 水分胁迫对干物质增长分配率的影响(表2, 3)** 水分胁迫处理的增长分配率变化规律与充分供水处理基本一致。不同之处是: 它们的茎鞘增长分配率从拔节期超过叶片后至收获期一直大于叶片; 穗增长分配率从灌浆中期开始超过充分供水处理, 而且到灌浆后期, 中度水分胁迫处理竟达A的6倍之多; 经t检验, 差异显著。一方面说明水分胁迫对叶片干物质累积的抑制作用强于茎鞘, 另一方面说明干旱对穗的影响小于茎鞘和叶片, 水分胁迫致使叶片同化物产量减少, 促进茎鞘干物质向籽粒调运<sup>[4-7]</sup>。

### 2.2 水分胁迫后复水对冬小麦干物质增长分配率的影响

**2.2.1 拔节期复水对干物质增长分配率的影响(图1)** 拔节期复水处理从  $t_{DAP} = 56 d$  开始, 根增长分配率超过对照, 直到收获。  $t_{DAP} = 56 d$  时, B-A2的根增长分配率比B提高57%, 为B的2.3倍,  $t_{DAP} = 64 d$  时上升为B的7.4倍, C-A2和C-B2亦分别达到C的20倍和9倍。此后, B-A2仍然继续上升, 到收获时提高到B的98倍。说明同对照相比, 复水延缓了根重下降

的速度, 减少了同化物向其他器官的净输出。

表 2 对照 B (中度水分胁迫) 各器官的干物质增长分配率

w /%

播种后天数 $t_{DAP}/d$	生育期	根	茎	叶	穗
11	三叶期	0 555 8	0 143 5	0 300 7	
29	分蘖期	0 272 9	0 231 7	0 495 4	
36	拔节期	0 274 9	0 381 5	0 343 6	
42	孕穗期	0 128 2	0 561 1	0 310 7	
49	抽穗期	0 072 4	0 310 0	0 103 7	0 073 4
56	开花期	- 0 083 6	0 138 8	0 066 3	0 136 5
64	灌浆期	- 0 087 6	0 082 6	0 010 4	0 213 6
71	灌浆期	- 0 075 6	0 098 8	- 0 008 2	1 741 0
81	灌浆期	- 0 063 4	0 019 0	- 0 005 7	1 260 7
92	成熟期	- 0 888 1	- 0 023 3	- 0 083 9	6 657 3

表 3 对照组 C (重度水分胁迫) 各器官的干物质增长分配率

w /%

播种后天数 $t_{DAP}/d$	生育期	根	茎	叶	穗
11	三叶期	0 555 8	0 143 5	0 300 7	
29	分蘖期	0 236 7	0 230 9	0 532 4	
36	拔节期	0 303 7	0 243 4	0 452 9	
42	孕穗期	0 121 4	0 604 9	0 273 7	
49	抽穗期	0 063 9	0 167 0	0 004 4	0 109 2
56	开花期	0 085 3	0 102 4	0 034 1	0 778 2
64	灌浆期	- 0 390 2	0 378 8	- 0 106 1	1 117 4
71	灌浆期	- 0 330 9	0 011 5	- 0 092 2	1 411 6
81	灌浆期	- 0 140 7	- 0 013 1	- 0 172 5	1 326 2
92	成熟期	- 0 335 8	- 0 132 5	- 0 019 1	1 487 5

叶增长分配率在拔节期复水后有较明显的增加。B-A 2 从复水后第 6 d, 即  $t_{DAP}=42$  d 始, 到  $t_{DAP}=92$  d, 一直大于 B, 最大时 ( $t_{DAP}=64$  d) 达到 B 的 13.8 倍。C-A 2、C-B 2 从  $t_{DAP}=42$  d 到  $t_{DAP}=71$  d 也一直大于 C, C-A 2 最大时高达 C 的 67.75 倍, C-B 2 亦达到 C 的 26.57 倍。以上数据表明, 复水使叶片的光合作用增强, 干物质累积增加。

拔节期复水后, 茎鞘增长分配率的变化较大, 各复水处理时而大于其对照, 时而又小于其对照, 干物质分配出现了波动的趋势, 这可能与植株体内营养物质的贮存与转运有关<sup>[7,8]</sup>, 说明茎鞘在复水后作物体内同化物的分配中起到了一种类似于“桥梁”的作用, 有关详细机理, 需要进一步研究。

经 t 检验显示, B-A 2 的穗增长分配率对复水有较短暂的响应,  $t_{DAP}=49$  d 时超过 B,  $t_{DAP}=56$  d 时达到 B 的 5 倍, 到  $t_{DAP}=71$  d 时又下降为 B 的 69%。C-A 2 一直没有超过 C, C-B 2 则只在  $t_{DAP}=92$  d 时超过 C。证明水分胁迫相对地使同化物向穗部运输的比例增加。

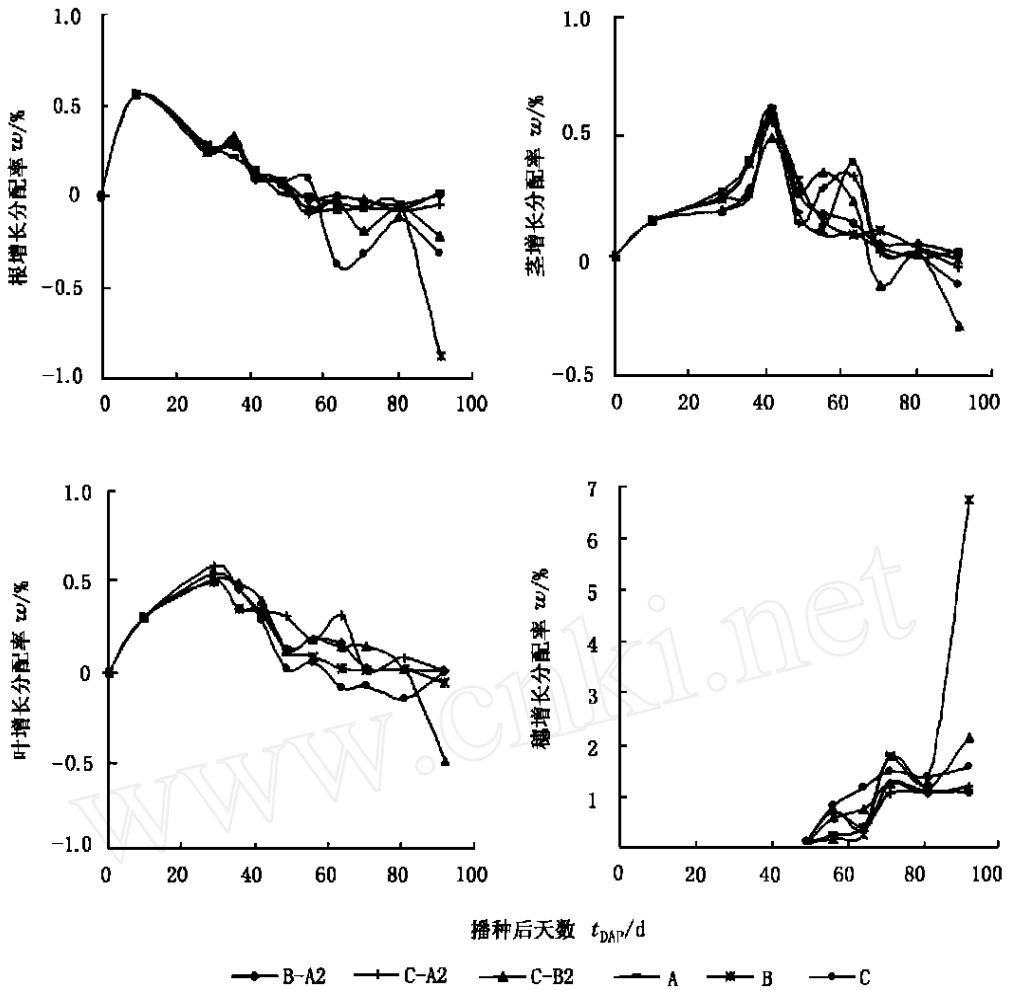


图 1 拔节期复水对冬小麦干物质增长分配率的影响

2.2.2 分蘖期复水对干物质增长分配率的影响(图 2) 分蘖期复水后,根增长分配率开始没有增加,直到  $t_{DAP}=56$  d 根出现净输出时才超出对照,但增加幅度低于拔节期复水处理。其中以 B-A 1 增加最明显,比 B 增加了 33%,C-A 1 次之。

从分蘖期复水后 20 d 开始,B-A 1 的叶片增长分配率超出 B 和 A,C-A 1 和 C-B 1 超出 C,它们都比拔节期复水处理的响应时间晚 14 d,但 B-A 1 和 C-B 1 的响应强度却高于 B-A 2 和 C-B 2,最大分别达到 B 的 27.5 倍和 C 的 124 倍。由此看来,与拔节期复水相比,叶片增长分配率对分蘖期复水的响应方式是滞后时间长,响应时间短,但响应程度强。

分蘖期复水后 27 d,B-A 1 的茎鞘增长分配率超出 B, $t_{DAP}=64$  d 时达到 B 的 2.6 倍,收获时又下降到 B 的 1.2 倍,经 t 检验,差异显著;而 C-A 1 和 C-B 1 的变化同拔节期复水的处理一样,出现了波动。

穗增长分配率对分蘖期复水的响应与对拔节期复水的响应基本相似,只是 B-A 1 的穗增长分配率比 B-A 2 小一些。

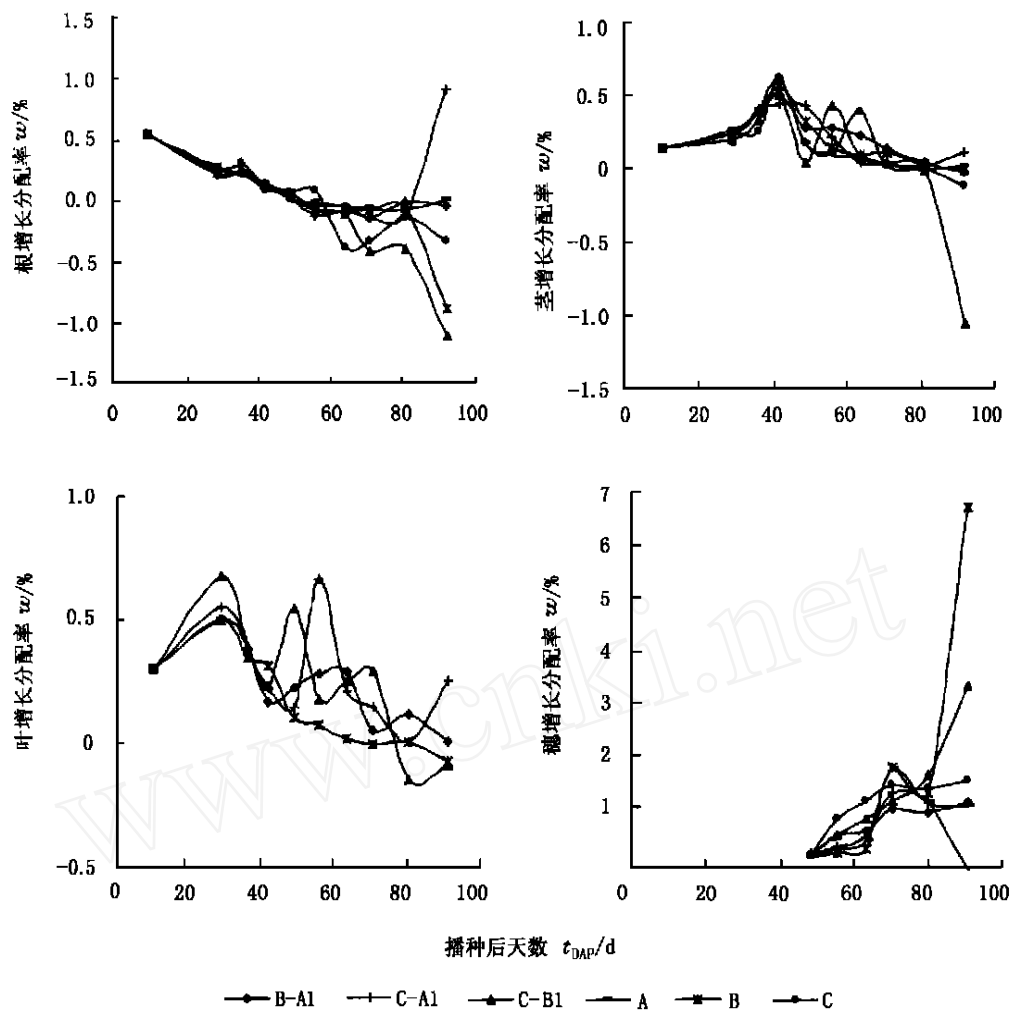


图 2 分蘖期复水对冬小麦干物质增长分配率的影响

2.2.3 开花期复水对干物质增长分配率的影响 在水分胁迫条件下,由于根重增长分配率从开花期开始下降为负值,根干物质停止增长并进行净输出,所以开花期复水后根增长分配率有较明显的增加。复水 8 d 后 ( $t_{DAP}=64$  d),B-A 3 即比 B 提高了 80%,达到- 0.0168,C-A 3 比 C 提高了 86%,达到- 0.0547。到  $t_{DAP}=92$  d 时,B-A 3 的提高幅度增加到 95%,经 t 检验,达到 5% 的显著性水平。可见,根重增长分配率对开花期复水的响应强于对拔节期复水的响应,但是由于开花期复水处理前期受旱时间久,所以其最终根重小于拔节期复水处理。

开花期复水后 25 d ( $t_{DAP}=81$  d),B-A 3 的叶片增长分配率为 0.1268,达到 B 的 22.2 倍,C-A 3 为 0.0740,达到 C 的 2.6 倍,此后开始下降,到  $t_{DAP}=92$  d 时,B-A 3 下降为 0.0216,仅为 B 的 2.3 倍;C-A 3 下降为- 0.0355,为 C 的 54%。经 t 检验说明,虽然开花期复水对叶片增长分配率的促进作用很迅速,但是却没有分蘖期复水的促进强度大。

B-A 3 的茎鞘增长分配率从复水后 8 d 到生育期结束的整个时段都高于 B,最大时 ( $t_{DAP}=81$  d,茎鞘增长分配率 0.1342) 可达 B 的 7 倍;C-A 3 最大时 ( $t_{DAP}=81$  d,茎鞘增长分配率

0.071 2)达到C的6.4倍。表明开花期复水对茎鞘增长分配率的提高效应大于分蘖期复水。

与分蘖期复水相比,穗增长分配率对开花期复水的响应更短暂,B-A 3只在复水后8 d超过B,且仅为B的1.6倍。

**2.2.4 灌浆期复水对干物质增长分配率的影响** 灌浆期复水后17 d( $t_{DAP}=81$  d)和7 d( $t_{DAP}=71$  d),B-A 4和C-A 4的根增长分配率分别超出B和C,为-0.021 1和-0.052 9,比B,C提高了66.7%和81.8%,收获时B-A 4增加到B的97%。可见根增长分配率对灌浆期复水的响应强度大于分蘖期复水,但响应时间则比分蘖期复水短,因此分蘖期复水处理的根重大于灌浆期复水处理的根重。说明响应强度固然重要,但响应时间同样不可忽视。灌浆期复水对叶片干物质累积的促进作用小于开花期复水( $t_{DAP}=81$  d,即作物成熟时,B-A 4,C-A 4的叶片干物质增长分配率为0.109 5,0.029 5; B-A 3,C-A 3为0.126 8,0.074 0),对茎鞘干物质累积的促进作用亦小于开花期复水但大于分蘖期复水( $t_{DAP}=81$  d时,B-A 4,C-A 4的茎鞘干物质增长分配率为0.096 5,0.013 7; B-A 3,C-A 3为0.134 2,0.071 2; B-A 1,C-A 1为0.031 5,0.002 4),而对穗增长分配率的促进作用却没有显示出来。

### 2.3 不同生育期复水对冬小麦产量的影响

不同生育期复水对冬小麦生长发育及产量形成的影响可用复水敏感因子( $CS_i = \frac{\text{复水处理产量} - \text{对照产量}}{\text{对照产量}}$ )表示。 $CS_i > 0$ 则复水为正效应, $CS_i < 0$ 则复水为负效应,且 $CS_i$ 绝对值越大,复水效应越大。试验结果表明,冬小麦遭受水分胁迫后于不同生育期复水,其产量均有一定程度的提高(表4)。其中拔节期复水处理的 $CS_i$ 最大,增产效果最显著;开花期复水处理次之;而灌浆期复水处理最小。拔节期(B-A 2)和开花期(B-A 3)复水处理的产量分别较对照(B)增加25.72%和14.03%;WUE比对照A提高0.97%和24.27%。灌浆期复水处理(B-A 4)的产量只比B提高了4.40%,而WUE还比A降低了12.62%,经t检验,差异显著。以上结果显示,拔节期复水的增产效应最大,开花期复水的节水效果最佳。

表4 复水处理和对照的产量、耗水量及水分利用效率(WUE)

项 目	处 理				对 照		
	B-A 1	B-A 2	B-A 3	B-A 4	A	B	C
产量/ $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$	5 342.27	6 086.30	5 520.28	5 054.03	6 520.33	4 841.24	1 539.01
耗水量/ $\text{mm}^3 \cdot \text{hm}^{-2}$	4 534.7	5 855.6	4 305.5	5 608.7	6 315.1	3 856.9	1 155.4
WUE/ $\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$	1.18	1.04	1.28	0.90	1.03	1.26	1.33

## 3 结论

(1)水分胁迫对冬小麦叶片干物质累积的影响大于茎鞘,对穗干物质累积的影响小于对茎鞘和叶片的影响,水分胁迫致使作物同化物产量减少,促进光合产物向籽粒调运。

(2)冬小麦旱后复水,根冠各器官的干物质增长分配率都有不同程度的提高,形成了适应新水分条件的根、冠结构和功能。

(3)不同生育期恢复供水,冬小麦各器官干物质增长分配率的响应特点不同。根增长分

配率对开花期复水的响应强, 但响应时间短, 对拔节期复水的响应虽然比开花期复水的响应弱, 但响应时间却长; 茎鞘增长分配率的变化动态具有波动性, 其对开花期复水的响应最强, 其次是灌浆期和分蘖期; 叶片增长分配率对拔节期复水的响应时间长, 对分蘖期复水的响应时间短, 但响应程度强。穗增长分配率对拔节期复水的响应最强, 其次是开花期复水。

(4) 水分胁迫使干物质尽可能多地向穗部转移, 复水则使干物质在各器官间的分配都增加, 各器官得以协调地发展。

(5) 冬小麦拔节期复水的增产效应最大, 开花期复水的节水效果最好。

## 参 考 文 献

- 1 John H M, Thornley. Modelling shoot, root relations: the only way forward? *Annals of Botany*, 1998, 81: 165~ 171
- 2 冯广龙, 罗远培, 刘建利, 等. 不同水分条件下冬小麦根与冠生长及功能间的动态消长关系. *干旱地区农业研究*, 1997, 15(2): 73~ 79
- 3 史定珊, 关文雅, 毛留喜. 冬小麦产量动态模拟模式研究. *科学通报*, 1987, (1): 64~ 68
- 4 王万里. 灌浆—成熟期间土壤干旱对小麦籽粒充实和物质运输的影响. *植物生理学报*, 1982, (1): 67~ 80
- 5 Gallagher J N, Biscoe P V, Hunter B. Effect of drought on grain growth. *Nature*, 1976, 264: 541~ 542
- 6 胡芬, 赵聚宝, 姜雁北, 等. 有限供水下冬小麦生态生理效应的田间试验. *中国农业气象*, 1994, 15(6): 29~ 31
- 7 Cruz-A guado J A, Rosa R, Ise l P P, et al Morphological characteristics and yield components associated with accumulation and loss of dry mass in the internodes of wheat. *Field Crop Research*, 2000, 66: 129~ 139
- 8 刘东海, 陈立勇, 霍世荣. 光温条件与冬小麦干物质积累及粒重关系的研究. *中国农业气象*, 1992, 13(4): 1~ 7