不同水分条件下春小麦根系耗碳及其与产量形成的关系

刘洪升^{1 3} 李凤民^{1 2 *} 徐 昊¹

(¹ 兰州大学干旱农业生态教育部重点实验室, 兰州 730000)

(² 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 中国科学院-教育部水土保持与生态环境研究中心, 陕西杨凌 712100)

(³ 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

摘 要 在自动控制的遮雨棚中, 用盆栽法研究了不同水分条件下春小麦(*Triticum aestivum*)根系耗碳过程及与籽粒产量的关系。设高(W)、中(M)、低(S)3个水分处理, 试验品种为‘陇春 8139-2’(L)和‘定西 24’(D)。在开花期及之前, 根系的日生物量碳、日呼吸耗碳和日分泌耗碳量占根系日总耗碳量的比例平均为 26%、58% 和 16%。在成熟期, W、M 处理的根日生物量碳的下降(负值)在两品种之间没有显著差异, 而在 S 处理中, D 品种根生物量碳日下降幅度显著高于 L 品种, 日呼吸耗碳量和日分泌耗碳量也最低, 致使其根日生物量碳下降超过根总耗碳量的 100 倍, 而根日呼吸耗碳量和日分泌耗碳量分别是根日总耗碳量的 7.89 倍和 3.75 倍, 与其它处理/品种形成了鲜明对比。以根系日呼吸和日分泌耗碳之和占日光合固碳量的百分比来看, L 品种在 W、M 和 S 处理中分别为 53%、52% 和 83%, D 品种分别为 58%、49% 和 55%。两个品种根系碳消耗比例最低的是 M 处理, S 处理的 D 品种远低于 L 品种。两品种产量水平接近, 湿润条件下, L 品种产量略高于 D 品种。籽粒产量与平均产量之比(Y/Y_m) L 品种在 3 个处理中分别为 1.34, 1.14 和 0.53; D 品种分别为 1.04, 1.06 和 0.90。干旱条件下 D 品种保持了良好的产量稳定性。对 D 品种而言, 中、重度干旱条件下光合固碳的相对稳定和根系耗碳量的降低是植物既能提高水分利用效率又能保持较高籽粒产量的主要原因。

关键词 水分胁迫 根呼吸 根分泌 根系碳消耗 根冠关系 水分利用效率 籽粒产量

CARBON CONSUMPTION OF ROOTS AND ITS RELATIONSHIP TO YIELD FORMATION IN SPRING WHEAT AS AFFECTED BY SOIL MOISTURE

LIU Hong-Sheng^{1 3} LI Feng-Min^{1 2 *} and XU Hao¹

(¹ Key Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

(² State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming, Institute of Soil Erosion and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Yangling, Shaanxi 712100, China)

(³ Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract A potted plant experiment was conducted under an auto-rain-shelter to investigate C consumption of roots and its relationship to yield formation of spring wheat (*Triticum aestivum*) as affected by soil moisture. Two cultivars of plants, ‘Longchun 8139-2’ (L) and ‘Dingxi 24’ (D), were grown in a split PVC pot 100 cm long and 10 cm in diameter in a mixture of deep loessial soil and vermiculite (1:5.2 g/g). Three soil water treatments were employed: wet (W, 75%–85% of field water capacity); medium drought (M, 45%–55% of field water capacity); and serious drought (S, 25%–35% of field water capacity). Water regimes were controlled by watering every 5 days and destructive sampling was performed at jointing, anthesis and mature stage to measure plant biomass in shoots and roots. Respiration in roots and rhizosphere was measured by infrared gas analysis system at these stages. Root exudation was calculated from the rhizosphere respiration. Of the total carbon consumed by roots during jointing and anthesis, 26% of daily C consumption was allocated to root biomass, 58% to root respiration and 16% to root exudation, when averaged across all treatments. During the maturing period, no significant differences in the daily decrease of C allocated to root biomass in the W and M treatments were found between the two cultivars, but, in the S treatment, the daily decrease of C allocated to root biomass was significantly more in D cultivars than in L, and the lowest daily C consumption from root respiration and exudation also occurred in D cultivars in the S treatments. This resulted in a greater than 100 times reduction in the ratio of root biomass C to total C invested in roots, and a 7.89 times and 3.37 times de-

收稿日期: 2002-12-11 接受日期: 2003-10-16

基金项目: 中国科学院百人计划, 教育部跨世纪人才基金, 国家自然科学基金(39970148)和国家重点基础研究发展规划(G2000018603)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: fmlili@lzu.edu.cn

crease in the ratio of root respiration C and exudation C to total C consumption , which was very different from other treatments/cultivars. The ratio of the sum of root respiration C and exudation C to total C consumption was 53% , 52% and 83% respectively for W , M and S treatments in L cultivars , and 58% , 49% and 55% in D cultivars. The lowest ratio occurred in the M treatment for both cultivars , and this ratio was far lower in D cultivars than in L for the S treatment. Grain yields were similar for both cultivars , but a little higher in L than in D under wet conditions. The ratio of grain yields of individual treatments to the mean yield of the three treatments was 1.34 , 1.14 and 0.53 for W , M and S treatments in L cultivars , and 1.04 , 1.06 and 0.90 in the three treatments of D cultivars. This suggests a higher stability of grain yields in D than in L cultivars. The decrease in daily C consumption of roots and the relative stabilization of daily photosynthetic rates accounted for the higher water use efficiency and relatively high grain yields under conditions of medium soil moisture.

Key words Water stress , Root respiration , Root exudation , Root to shoot relation , Carbon consumption of roots , Water use efficiency , Grain yield

作为吸收水分的主要器官 ,植物根系更为直接地感应土壤的干旱。在干旱胁迫下 ,一方面作物光合能力降低 ,同化物供应不足成为影响作物生长的主要因素 ,另一方面根系生物量相对增加 ,降低同化物在地上部分的分配比例。在这种情况下减少根系对同化产物的消耗有利于作物保持正的碳平衡 ,提高作物的存活率和籽粒产量(Passioura ,1983)。小麦根系消耗同化产物的主要途径有呼吸、器官构建和有机碳的分泌(Kelting *et al.* ,1998)。已有大量关于干旱胁迫对根系生物量影响的研究 ,表明根系生物量变化主要与胁迫程度和供试作物基因型有关。但从根系消耗同化产物过程以及根冠关系的角度 ,对不同水分条件下根系呼吸耗碳和根分泌耗碳进行的研究还很有限(刘洪升等 ,2002) ,使我们很难对根系消耗同化产物的整体过程有一个较为全面的了解。另外从优化繁殖分配角度看 ,在历史上通过降低小麦株高减少了茎秆对同化产物的消耗 ,从而大大提高了籽粒产量。对半干旱区作物的生产过程从生态学角度分析后认为 ,根系是该地区作物产生冗余的主要部位 ,根系不仅存在数量上的而且在质量上也存在着生长冗余(张大勇等 ,2000 ;潘晓云等 ,2002) ,提出了通过降低小麦根系对同化产物的消耗达到提高籽粒产量的可能性。

本文以半干旱黄土高原地区主要粮食作物春小麦(*Triticum aestivum*)为实验材料 ,试图分析根系生物量、呼吸和分泌过程中消耗同化碳的过程 ,并探讨对产量形成的影响。

1 材料和方法

1.1 生长装置和实验材料

实验于 2001 年 3 ~ 7 月在兰州大学生物园进行。采用类似于 Gallardo 等(1994)和 Li 等(1998)设计的植物生长装置 ,结构如下 :将一内径 10.2 cm、长

100 cm 的 PVC 管沿长轴方向切开 ,装入土后再用胶带重新扎紧。整个管子分为 3 段 ,在每段的两头距顶端 10 cm 处钻一直径为 1.2 cm 的圆孔 ,用滤纸法测定土壤含水量。在每段顶部约 3 ~ 4 cm 的位置钻一个直径 1.2 cm 的孔用以浇水。为使浇水定量可靠 ,在浇水时用医用输液器将水缓慢地滴入土壤中。

实验用土由黄绵土与蛭石按 1:5.2(重量比)混合而成 ,田间持水量为 88%。每管装干土 8 kg ,土壤容重为 $0.27 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 。装土前每管施入 NH_4NO_3 5.128 g 和 KH_2PO_4 2.196 g ,养分充足。实验用品种为‘陇春 8139-2’(L)和‘定西 24’(D)。前者为定西地区 20 世纪 70 年代末育成 ,80 年代推广 ,90 年代的当家品种 ;后者在定西地区 20 世纪 70 年代育成并推广 ,80 年代成为当家品种。于 2002 年 3 月 18 日播种 ,每管 9 ~ 12 粒种子 ,播种深度 3 cm ,3 月 27 日出苗 ,出苗后间苗 ,每管留 4 株 ,分蘖也不予保留。

1.2 实验处理

实验设 3 个水分处理 :W(湿润处理) ,整个生育期土壤含水量都保持在田间持水量的 75% ~ 85% ;M(中度水分胁迫) ,整个生育期土壤含水量都保持在田间持水量的 45% ~ 55% ;S(重度水分胁迫) ,整个生育期土壤含水量都保持在田间持水量的 25% ~ 35%。3 个处理与 2 个品种形成 6 个组合 :WL ,ML ,SL ,WD ,MD 和 SD。整个生育期分别于出苗后 37 d(拔节期) ,51 d(开花期)和 95 d(成熟期)取样 ,每次采样每处理重复 3 次(取 3 个盆栽)。采样时分别测定光合速率、根呼吸速率、根际微生物呼吸速率、地上生物量、地下生物量、叶面积等。

1.3 测定方法

土壤含水量用滤纸法测定(Hamblin ,1981 ;宋炳煜等 ,1992 ;Li *et al.* ,1998)。每 5 ~ 7 d 测定 1 次。测定时将滤纸卷成筒状放入管子的测水孔 ,然后用

胶带纸密封。滤纸在管子内平衡 48 h,取出后迅速称重,用烘干法测定滤纸含水量,根据(1)式计算土壤含水量。

用本实验体系通过预备试验,测出土壤含水量和滤纸含水量的相关直线方程为:

$$Y = 0.5087X - 0.0013, R^2 = 0.953 \quad (1)$$

其中 Y 为土壤含水量(%干土重), X 为滤纸含水量。

根系呼吸速率采用原位法和离体法相结合的方法测定(Kelting *et al.*, 1998; Janssens *et al.*, 1998; Larionova *et al.*, 1998)。主要过程为:剪去地上部分,立刻用红外线气体分析仪(CIRAS-1 PP-SYSTEM, UK)测定土壤呼吸速率(R_{total} , $g\ CO_2 \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$),然后切开 PVC 管,取出全部根,轻轻抖落根上附着的泥土后,再用水洗去根表泥土,用滤纸吸干根表水分后放入恒温箱中(温度与土壤温度一致)平衡 30 min,之后迅速测定呼吸速率(R_{root}),最后在空白(有水分处理但不种小麦的 PVC)中测定土壤微生物呼吸(R_{mic})。根据公式(2)计算根际微生物的呼吸速率(R_{rfr}):

$$R_{rfr} = R_{total} - R_{root} + R_{mic} \quad (2)$$

由于根分泌物是根际微生物生长代谢的主要底物,因此可以利用根际微生物呼吸强度来间接计算根分泌消耗的 C 量。所有处理和过程都在上午 9:00 ~ 11:00 之间进行完毕,且所有呼吸测定都在 2 h 内完成。因为上午 9:00 ~ 11:00 的根呼吸速率可以代表作物一天内根呼吸速率的平均值,并且离体根系的根呼吸速率在 2 h 内不会发生变化(Janssens *et al.*, 1998; Bloom & Caldwell, 1988)。根日呼吸速率转换为日积累值后乘以 0.273 (CO_2 碳与总分子量的比例)换算成根系日呼吸耗碳量(C_{RES})。

根据 Helal 和 Sauerbeck (1986),根际微生物对根分泌物的利用率为 15%。因此,把根际微生物呼吸速率转换为日积累值后乘以 6.67 即作为根系日分泌耗碳量(C_{EXU} , $mg \cdot d^{-1} \cdot plant^{-1}$)。

根系构建耗碳量(C_{MASS})按公式(3)计算,由根干物质重乘以 0.38 $g\ C \cdot g^{-1}$ 换算成 C 值(McCree, 1986)。

$$\text{根日生物量耗碳} = (M_2 - M_1)(T_2 - T_1) \quad (3)$$

其中 M_2 和 M_1 分别是 T_2 和 T_1 时刻根生物量碳。 T_2 和 T_1 是两次取样时间。

在测定根系呼吸速率的前一天,在同一植株上选取典型功能叶、幼叶和仍然具有光合功能的老叶,用红外气体分析仪(CIRAS-1 PP-SYSTEM, UK)测定

光合速率($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)。每次测定从早晨 7:00 开始,下午 19:00 结束,期间每 2 h 测定一个轮回。叶面积每 7 d 测定 1 次,每次测定时每一处理随机选取 3 管,每管选取一株小麦测其全部叶片的长和宽,通过下式测算叶面积:

$$\text{叶面积} = \text{叶长} \times \text{叶宽} \times 0.83 \quad (4)$$

日光合总量(以 C 表示)根据光合作用速率和整株叶面积用积分原理计算。

2 结 果

2.1 根系日总耗碳量与日生物量碳动态

两个品种的根系日总耗碳量(C_{TOTAL})随生长季升高,然后又下降,成熟期达到最低值(表 1)。前两次测定中两个品种 S 处理的 C_{TOTAL} 均低于或显著低于 W 和 M 处理。在成熟期,SL 的 C_{TOTAL} 显著高于 WL,但与 ML 差异不显著,SD 仍然保持了最低值,且显著低于 WD 和 MD。从总体上来看,L 品种的 C_{TOTAL} 在整个生长季和所有处理中都高于同一时期相同水分处理下的 D 品种,特别是在 S 处理中达到了显著差异水平。在 3 次测定中 SL 的 C_{TOTAL} 与同时期 3 个处理平均值的比值分别为 96%、84% 和 85%,而在 D 品种中,这 3 个比例分别为 81%、50% 和 7%。表明 D 品种的 C_{TOTAL} 对干旱更为敏感,而 L 品种的 C_{TOTAL} 对干旱处理反应较为迟钝。

在整个生育期中,两个品种的 C_{MASS} 均呈下降趋势,成熟期为负值,表明植物生长中心向地上部分转移的力度在不断加强,并且在成熟期根系干物质有部分向外转移或/和消耗增加。在 37 d 和 51 d, W 处理和 M 处理的 C_{MASS} 在两个品种之间非常接近,但在成熟期(DAE95),D 品种 W 处理和 M 处理的 C_{MASS} 显著低于 L 品种的对值。在 3 次测定中,ML 和 MD 的 C_{MASS} 都显著高于同一品种的其他两个处理, C_{MASS} 在 SL 与 WL 之间无显著差异,但 SD 显著低于 WD。

C_{MASS}/C_{TOTAL} 比值(C_M/C_T)在两个品种中均随时间迅速下降。也就是说,在生长初期, C_{MASS} 迅速增长后根系便很快由生物量积累为主转向以呼吸和分泌为主,根系的净消耗增加。在 37 d 和 51 d, D 品种各个水分处理的 C_M/C_T 值均高于相同水分处理下 L 品种,表明 D 品种保持根生物量水平的能力强于 L 品种。在这两次测定中,L 品种的 C_M/C_T 在 3 个处理之间比较接近,而 D 品种在 M 和 S 处理中明显高于 W 处理,即干旱条件下 D 品种根系干物质损失比例较低。在收获期,D 品种的 C_M/C_T 比值低

表 1 各处理不同时期根系日耗碳总量(C_{TOTAL})和根系生物量碳(C_{MASS})

Table 1 Diurnal changes in root biomass C(C_{MASS}) and total carbon consumption(C_{TOTAL}) in the various treatments at different stages($mg \cdot d^{-1} \cdot plant^{-1}$)

发育阶段 Growing stage	处理 Treatment	‘ 陇春 8139-2 ’ Longchun 8139-2 '(L)				‘ 定西 24 ’ ‘ Dingxi 24 ’ (D)			
		W	M	S	平均 Mean	W	M	S	平均 Mean
拔节期	C_{TOTAL}	8.55 ^{ab}	8.84 ^b	8.13 ^a	8.51	8.36 ^a	8.37 ^a	6.14 ^c	7.62
Jointing stage	C_{MASS}	3.48 ^b	3.72 ^a	3.39 ^b	3.53	3.41 ^b	3.77 ^a	2.72 ^c	3.30
(37 d)	$C_M / C_T (\%)$	40.7	42.1	41.7	41.5	40.8	45.0	44.3	43.4
开花期	C_{TOTAL}	19.84 ^a	21.65 ^a	16.19 ^b	19.23	19.19 ^a	19.26 ^a	7.60 ^c	15.35
Flowering stage	C_{MASS}	1.64 ^b	1.91 ^a	1.55 ^b	1.70	1.60 ^b	1.96 ^a	1.13 ^c	1.56
(51 d)	$C_M / C_T (\%)$	8.3	8.8	9.6	8.9	8.3	10.2	14.9	11.1
成熟期	C_{TOTAL}	5.83 ^{ab}	7.07 ^b	5.07 ^a	5.99	5.57 ^a	5.67 ^b	0.28 ^c	3.84
Mature stage	C_{MASS}	- 2.06 ^b	- 1.33 ^a	- 1.98 ^b	- 1.79	- 2.09 ^b	- 1.46 ^a	- 2.98 ^c	- 2.18
(95 d)	$C_M / C_T (\%)$	- 35.3	- 18.8	- 39.1	- 31.1	- 37.5	- 25.7	- 1064.3	- 375.8

在同一行上有相同字母的数值表示在 $p \leq 0.05$ 下 t 检验差异不显著 Means in each row followed by the same letter are not significantly different at $p \leq 0.05$ (t test)

表 2 各处理不同时期根系呼吸耗碳量(C_{RES})及其占总根系耗碳量的百分比

Table 2 Daily root respiration carbon(C_{RES} , $mg \cdot d^{-1} \cdot plant^{-1}$) and its percentage to total carbon consumption in roots ($\% C_{TOTAL}$) in the various treatments at different stages ($\% C_{TOTAL}$)

发育阶段 Growing stage	处理 Treatment	‘ 陇春 8139-2 ’ Longchun 8139-2 '(L)				‘ 定西 24 ’ ‘ Dingxi 24 ’ (D)			
		W	M	S	平均 Mean	W	M	S	平均 Mean
拔节期	C_{RES}	4.14 ^a	3.95 ^a	3.53 ^b	3.87	4.05 ^a	3.44 ^b	2.75 ^c	3.41
Jointing stage (37 d)	$\% C_{TOTAL}$	48.4	44.7	43.4	45.4	48.4	41.1	44.8	44.8
开花期	C_{RES}	15.05 ^a	14.50 ^a	11.44 ^b	13.66	14.23 ^a	11.58 ^b	5.45 ^c	10.42
Flowering stage (51 d)	$\% C_{TOTAL}$	75.9	67.0	70.7	71.2	74.2	60.1	71.7	68.7
成熟期	C_{RES}	6.06 ^a	5.81 ^a	4.15 ^b	5.34	5.92 ^a	4.44 ^b	2.21 ^c	4.19
Mature stage (95 d)	$\% C_{TOTAL}$	103.9	82.2	81.9	89.3	106.3	78.3	789.3	324.6

在同一行上有相同字母的数值表示在 $p \leq 0.05$ 下 t 检验差异不显著 Means in each row followed by the same letter are not significantly different at $p \leq 0.05$ (t test)

于 L 品种的对值 ,说明 D 品种有更多的干物质向外转移或 和)呼吸与分泌损失大幅度增加 ,在 3 个处理中 ,S 处理显得更为明显 ,其中 D 品种的 S 处理显得非常突出。

2.2 根系日呼吸耗碳量

两品种的根系日呼吸耗碳量(C_{RES})从 37 d 到 51 d 所有处理都显著增长(表 2) ,然后到成熟期呈下降趋势。两品种在 3 次测定中 , C_{RES} 均随水分条件的下降而下降。在 L 品种的全生育期中 W 和 M 处理的 C_{RES} 均处于同一水平 ,且都显著高于 S 处理。在 D 品种中 ,日根呼吸耗碳量随干旱胁迫程度的增加而显著降低。同一时期 SD 和 MD 的 C_{RES} 分别显著低于 SL 和 ML。

L 品种的 C_{RES} / C_{TOTAL} (C_R / C_T)比值范围为 43% ~ 104% , D 品种为 41% ~ 789%。对所有时期和所有处理计算 C_R / C_T 的平均值 ,L 品种为 69% ,D 品种为 146%。可见 ,根系呼吸在根系碳消耗总量中占有很高的比例 ,远高于 C_m / C_t 。 C_R / C_T 比值在所有处理和所有品种中均随时间增加。L 品种的 M 处理和 S 处理在 3 次测定中均比较接近 ,而明显低于 W 处理。D 品种的 M 处理在 3 次测定中 C_R / C_T

比值均始终处于最低值 ,特别在后期 ,与另两个处理的差异逐渐增大。

2.3 根系日分泌耗碳量

总体来讲 ,根系日分泌耗碳量(C_{EXU})在生长季早期呈上升趋势 ,51 d 后又开始下降(表 3)。两个品种在 51 d 时 M 处理的 C_{EXU} 显著高于其它两个处理 ,WL 和 SL 非常接近 ,而 WD 却显著高于 SD。在成熟期 , C_{EXU} 在 ML 和 SL 显著高于 WL ,而对 D 品种而言 ,M 处理高于 W 处理 ,后者又高于 S 处理。从 3 次测定的平均值来看 ,L 品种 W、M 和 S 处理的 C_{EXU} 分别为 2.0 ,3.0 和 2.4 $mg \cdot d^{-1} \cdot plant^{-1}$;在 D 品种中 ,这 3 个均值分别为 2.0 ,3.2 和 0.9 $mg \cdot d^{-1} \cdot plant^{-1}$ 。也就是说 ,在两个品种中 M 处理的 C_{EXU} 最高。

C_{EXU} 占 C_{Total} 的比例(C_E / C_T)随时间而增加 ,L 品种 3 个处理的均值在 3 次测定中分别为 13%、20%和 42% ,D 品种分别为 12%、20%和 151%。在 37 d 和 51 d , C_R / C_T 比值在两品种的 M 处理中均较高或最高。两品种在成熟期 C_R / C_T 比值均随干旱程度加剧而上升 ,尤其是 D 品种的 S 处理 , C_R / C_T 竟高达 375%。

表 3 各处理不同时期根系分泌的碳损失量(C_{EXU})及其占总根系耗碳量的百分比(% C_{Total})
Table 3 Daily root respiration carbon(C_{EXU} , ($mg \cdot d^{-1} \cdot plant^{-1}$) and its percentage of total carbon consumption
in roots (% C_{Total}) in the various treatments at different stages

发育阶段 Growing stage	处理 Treatment	‘ 陇春 8139-2 ’ Longchun 8139-2 ‘ (L)				‘ 定西 24 ’ ‘ Dingxi 24 ’ (D)			
		W	M	S	平均 Mean	W	M	S	平均 Mean
拔节期	C_{EXU}	0.93 ^b	1.17 ^a	1.21 ^a	1.10	0.90 ^b	1.16 ^a	0.67 ^c	0.91
Jointing stage (37 d)	% C_{TOTAL}	10.9	13.2	14.9	13.0	10.8	13.9	10.9	11.9
开花期	C_{EXU}	3.15 ^b	5.24 ^a	3.20 ^b	3.86	3.36 ^b	5.72 ^a	1.02 ^c	3.37
Flowering stage (51 d)	% C_{TOTAL}	15.9	24.2	19.8	20.0	17.5	29.7	13.4	20.2
成熟期	C_{EXU}	1.83 ^b	2.59 ^a	2.90 ^a	2.44	1.74 ^b	2.69 ^a	1.05 ^c	1.83
Mature stage (95 d)	% C_{TOTAL}	31.4	36.6	57.2	41.7	31.2	47.4	375	151.2

在同一行上有相同字母的数值表示在 $p \leq 0.05$ 下 t 检验差异不显著 Means in each row followed by the same letter are not significantly different at $p \leq 0.05$ (t test)

表 4 各处理不同时期日光合固碳量(P)及根呼吸和根分泌耗碳量占日光合总量的比例
Table 4 Daily photosynthetic rate of entire plant (P) and the percentage of it to the total of root respiration and exudation (RE/P)
in the various treatments at different stages ($mg \cdot d^{-1} \cdot plant^{-1}$)

发育阶段 Growing stage	处理 Treatment	‘ 陇春 8139-2 ’ Longchun 8139-2 ‘ (L)				‘ 定西 24 ’ ‘ Dingxi 24 ’ (D)			
		W	M	S	平均 Mean	W	M	S	平均 Mean
拔节期	P	32.49 ^a	36.43 ^a	21.13 ^d	30.02	30.81 ^b	35.58 ^a	28.47 ^c	31.62
Jointing stage (37 d)	RE/P (%)	15.6	14.1	22.4	17.4	16.1	12.9	12.0	13.9
开花期	P	73.50 ^a	76.43 ^a	52.16 ^d	67.36	70.61 ^b	75.46 ^a	61.50 ^c	69.19
Flowering stage (51 d)	RE/P (%)	24.8	25.8	28.1	26.2	24.9	22.9	10.5	19.4
成熟期	P	27.83 ^a	28.53 ^a	15.79 ^d	24.05	24.71 ^b	28.18 ^a	20.33 ^c	24.41
Mature stage (95 d)	RE/P (%)	118.8	115.0	197.3	143.7	133.2	111.6	143.7	129.5

在同一行上有相同字母的数值表示在 $p \leq 0.05$ 下 t 检验差异不显著 Means in each row followed by the same letter are not significantly different at $p \leq 0.05$ (t test)

2.4 叶片日光合固碳量 ,及根系耗碳量与光合固碳量之比

从 3 次测定、3 个处理的叶片日光合固碳量(P)平均值来看(表 4) ,L 品种和 D 品种的总平均值分别为 40.5 和 41.7 $mg \cdot d^{-1} \cdot plant^{-1}$,两个品种非常接近。整个生长季均表现出早期和晚期较低而中期较高的特点。在两个品种 3 次测定中 ,M 处理均表现出最高值。在 D 品种中 P 显著高于 W 和 S 处理 ; 在 L 品种中 ,M 高于 W ,但差异不显著 ,但二者均显著高于 S 处理。

根系生物量本身是可以周转的 ,根系生物量干物质来源于光合产物的分配 ,是一个不断积累固定的过程 ,由根系向外运输主要有 3 个途径 :根系的分泌、呼吸和在开花以后有可能向地上部分的转移 ,其中真正的消耗是呼吸和分泌。因此 ,本文试图用根系呼吸和分泌耗碳量同光合产物的比值来说明以根系为基础的碳的相对收支平衡。从表 4 可以看出 ,植物根系呼吸-分泌碳的消耗量占日光合固碳量(P)的百分比在两个品种中均随生长季而升高 ,在成熟期 ,均高于 100% ,即根系呼吸-分泌对 C 的消耗量要高于地上部分的光合固碳量。这个比值在 L 品种的 S 处理中最高 ,而在 D 品种的前两次测定中 ,S 处理的比值却最低 ,即使在成熟期 ,S 处理的比值虽

然在 3 个处理中最高 ,但增高幅度明显低于 L 品种。

2.5 籽粒产量和水分利用效率

图 1 表明 ,L 品种籽粒产量随土壤水分降低而显著降低 ,但在 D 品种中 ,W 和 M 处理差异不显著 ,二者显著高于 S 处理。

这里用每个处理的产量除以 3 个处理的平均值表示不同干旱条件下产量的稳定性(Y/Y_m)。显然 , L 品种 Y/Y_m 在 3 个处理中差异很大 ,S 处理的 Y/Y_m 只有 0.53 ,表明 L 品种的籽粒产量对于干旱比较敏感。但 D 品种的 Y/Y_m 比值在 3 个处理中差异很小 ,S 品种的比值高达 0.9 ,远远高于 L 品种的 S 处理 ,表明 D 品种在不同水分条件下具有较高的产量稳定性。

在两个品种的 3 个处理中 ,M 处理的水分利用

图 1 各处理籽粒产量和水分利用效率(WUE)
Fig.1 The grain yield and water use efficiency (WUE) of all the treatments

效率(*WUE*)均显著高于 W 和 S 处理。L 品种 S 处理的 *WUE* 最低,只有 0.11,而 D 品种 S 处理同 W 和 M 比较接近,显著高于 L 品种 S 处理的 *WUE*。

3 讨 论

3.1 根系碳平衡

Passioura 早在 1983 年就已指出,根系是同化产物的主要消耗器官之一,生产单位干重根系所消耗同化物质约为生产单位干重地上部分所消耗同化物质的两倍,且单位生物量根系的呼吸速率远远大于地上部分的呼吸速率。但由于根系研究比较困难,一直没有更多的工作来进一步说明这个问题。在本试验中,对两个品种、3 个处理和前两次测定取均值,根系的日生物量耗碳、日呼吸耗碳和日分泌耗碳量占根系日总耗碳量的比例分别为 26%、58% 和 16%。这就是说,在根系生长阶段(拔节期和开花期)根生物量耗碳只占总耗碳量的约 1/4,根系呼吸耗碳量高出根生物量碳的 1 倍以上,比根生物量耗碳和根分泌耗碳的总和还要高。由此可见,在考察根冠关系和分析植物资源分配模式时,单纯考虑根生物量积累是不全面的。

半干旱地区的一个主要特点是小麦出苗后降水的年变率和季变率都很大,引起作物生长早期供水不足(山仑等,1991),从而导致作物产生庞大的根系以增加吸水量。同时在干旱胁迫下,光合同化产物的供应不足是限制作物生长的主要因素之一,因此在这种情况下,降低根系耗碳量可以增加作物的正碳平衡,有利于作物的存活和籽粒的形成(Zhang *et al.*, 1999; 张大勇等,2000; 赵松龄等,2000)。本实验发现,在严重干旱条件下 D 品种光合固碳量的下降程度显著小于 L 品种,SD 的水分利用效率显著高于 SL,但根各耗碳途径耗碳量及其在日光合固碳总量中所占比例却显著低于后者。说明 D 品种在重度干旱条件下通过高效利用土壤水分和抑制根系代谢活性来适应干旱环境,同时通过减少根系各耗碳途径耗碳量及其占日光合固碳量的比例来保持根系正碳平衡,但 L 品种在严重干旱条件下试图通过保持相对旺盛的代谢活性、增强根系吸收能力来吸取更多的土壤水分以便减缓水分胁迫的程度,结果导致大量同化产物通过根呼吸和根分泌作用的消耗,根系耗碳量及其在日光合固碳量中所占比例都显著高于 D 品种小麦。

3.2 根系碳平衡与产量形成

在本实验中,与 SL 相比,SD 通过抑制根系代谢

活性来降低根系各耗碳途径的耗碳量,一方面有利于保存土壤水分以利于生长后期使用,另一方面还有利于把大部分同化物分配到地上,为籽粒的形成和灌浆提供储备。而处理 SL 从苗期开始根系生长迅速,根系庞大和相对旺盛的代谢活性和吸水能力加重了水分胁迫程度,使地上部分生长受到抑制,至开花期土壤水分严重亏缺,对作物造成更严重的伤害,产量大幅度下降。因此,干旱条件下,小麦根系大小和根系耗碳量的多少对籽粒产量有着重要的影响。

大量研究表明,中等干旱条件下产量下降幅度小,而耗水量却大幅度下降,有利于水分利用效率的提高(段舜山等,1997; Li, 2001a, 2001b)。本文也获得了相同的结果。同时,通过以上的分析表明,尽管 MD 和 ML 的日光合固碳量在整个生育期没有显著差异,但 MD 处理占根日耗碳总量比例最大的日呼吸耗碳却显著低于 ML,从而使 MD 获得了更好的碳平衡。SD 的日光合同化量高于 SL,根系呼吸耗碳量及根系生物量碳却显著低于 SL,使 SD 的根耗碳量及其比例显著低于 SL,促使 D 品种保持良好的碳平衡。因此,对 D 品种而言,中、重度干旱条件下光合固碳的相对稳定和根系耗碳量的降低是其既能提高水分利用效率又能保持较高籽粒产量的主要原因。

参 考 文 献

- Bloom, A. J. & R. W. Caldwell. 1988. Root excision decrease nutrient adsorption and gas fluxes. *Plant Physiology*, **87**: 794 ~ 796.
- Duan, S. S. (段舜山), W. X. Gu (谷文祥), D. Y. Zhang (张大勇) & F. M. Li (李凤民). 1997. Relationship between root system characteristics and drought resistance of wheat populations in semiarid region. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **8**: 134 ~ 138. (in Chinese with English abstract)
- Gallardo, M., N. C. Turner & C. Ludwing. 1994. Water relation, gas exchange and abscisic acid content of *Lupinus cosentinii* leaves in relation to drying different proportions of root system. *Journal of Experimental Botany*, **45**: 909 ~ 918.
- Hamblin, A. P. 1981. Filter-paper method for routine measurement of field water potential. *Journal of Hydrology*, **53**: 355 ~ 360.
- Helal, H. M. & D. Sauerbeck. 1986. Effect of plant roots on carbon metabolism of soil microbial biomass. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **149**: 181 ~ 188.
- Janssens, I. A., M. Crookshanks & G. Taylor. 1998. Elevated atmosphere CO₂ increases fine root production, respiration, rhizosphere respiration and soil CO₂ efflux in Scots pine seedlings. *Global Change Biology*, **4**: 871 ~ 878.
- Kelting, D. L., J. A. Burger & G. S. Edwards. 1998. Estimating root respiration, microbial respiration in the rhizosphere, and root-free soil respiration in forest soils. *Soil Biology & Biochem-*

istry, **30**:961 ~ 968.

Larionova, A. A., A. M. Yermolayev & S. A. Blagodatsky. 1998. Soil respiration and carbon balance of gray soils as affected by land use. *Biology Fertility and Soils*, **27**:251 ~ 257.

Li, F. M., X. L. Liu & A. H. Guo. 2001a. Effects of early soil moisture distribution on the dry matter partition between root and shoot of winter wheat. *Agricultural Water Management*, **49**: 163 ~ 171.

Li, F. M., X. Yan, F. R. Li & A. H. Guo. 2001b. Effects of different water supply regimes on water use and yield performance of spring wheat in a simulated semi-arid environment. *Agricultural Water Management*, **47**: 27 ~ 37.

Li, F. M., J. Cao & T. C. Wang. 1998. Influence of phosphorus supply pattern in soil on yield of spring wheat. *Journal of Plant Nutrition*, **21**: 1921 ~ 1931.

Li, F. M. (李凤民) & S. L. Zhao (赵松岭). 1997. A new approach to researches of crop water use in semi-arid Loess Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology(应用生态学报)*, **8**: 103 ~ 107. (in Chinese with English abstract)

Liu, H. S. (刘洪升), Q. H. Song (宋秋华) & F. M. Li (李凤民). 2002. The roles of root exudation on rhizosphere nutrient and rhizosphere microorganisms. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica (西北植物学报)*, **22**: 693 ~ 702. (in Chinese with English abstract)

McCree, K. J. 1986. Measuring the whole-plant daily carbon balance. *Photosynthetica*, **2**:82 ~ 93.

Pan, X. Y. (潘晓云), Y. F. Wang (王永芳), G. X. Wang (王根轩), Q. D. Cao (曹琴东) & J. Wang (王静). 2002. Relationship between growth redundancy and size inequality in spring wheat populations mulched with clear plastic film. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **26**:177 ~ 184. (in Chinese with English abstract)

Passioura, J. B. 1983. Roots and drought resistance. *Agricultural Water Management*, **7**: 265 ~ 280.

Shan, L. (山仑) & M. Xu (徐萌). 1991. Saving-water agriculture and crop physiological ecological bases. *Chinese Journal of Applied Ecology(应用生态学报)*, **2**: 70 ~ 76. (in Chinese with English abstract)

Song, B. Y. (宋炳煜) & R. Greacen. 1992. A simple routine method for measuring soil water potential. In: Xie, X. Q. (谢贤群) & H. N. Yu (于沪宁) eds. *Studies on relationship between crops and water*. Beijing: Chinese Science and Technology Press. 225 ~ 228. (in Chinese)

Zhao, S. L. (赵松岭), F. M. Li (李凤民), D. Y. Zhang (张大勇) & S. S. Duan (段舜山). 1997. Crop production is a population process. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **17**:100 ~ 104. (in Chinese with English abstract)

Zhang, D. Y., G. J. Sun & X. H. Jiang. 1999. Donald's ideotype and growth redundancy: a game theoretical analysis. *Field Crops Research*, **61**:179 ~ 187.

Zhang, D. Y. (张大勇) & X. H. Jiang (姜新华). 2000. An ecological perspective on crop production. *Acta Phytocologica Sinica(植物生态学报)*, **24**:383 ~ 384. (in Chinese)

责任编辑：常 杰 责任编辑：周玉荣