

限量灌溉对冬小麦光合与叶绿素荧光的影响*

燕辉 胡笑涛 姚付启

(西北农林科技大学旱区农业水土工程教育部重点实验室, 陕西杨凌 712100)

【摘要】 对限量灌溉条件下冬小麦光合与叶绿素荧光变化规律进行了分析,并探讨了冬小麦光合的气孔与非气孔限制情况。结果表明:轻度限量灌溉对冬小麦光合与叶绿素荧光没有显著影响;在开花期、灌浆初期,中度、重度限量灌溉造成的气孔限制是降低光合速率的主要原因;灌浆末期,中度、重度限量灌溉导致 PS II 最大光化学效率显著降低,非气孔限制成为降低光合速率的主要因素。

关键词: 冬小麦 限量灌溉 光合 荧光

中图分类号: S274 文献标识码: A 文章编号: 1000-1298(2011)11-0049-06

Effects of Limited Irrigation on Photosynthesis and Fluorescence of Winter Wheat

Yan Hui Hu Xiaotao Yao Fuqi

(Key Laboratory of Agricultural Soil and Water Engineering in Arid and Semiarid Areas, Ministry of Education, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract

Variations of photosynthesis and chlorophyll fluorescence for winter wheat leaves under limited irrigation were analyzed. Meanwhile stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis in winter wheat under limited irrigation were also discussed. The results indicate that mild limited irrigation does not significantly affect photosynthesis and chlorophyll fluorescence. At the flowering and early grain filling stages, stomatal limitation resulted from moderate and severe limited irrigation is the major factor resulting in the reduction of photosynthesis rate. However, at the late grain filling stage, the maximum photochemical efficiency of photosystem II is significantly reduced due to moderate and severe limited irrigation, and non-stomatal limitation becomes the major factor in reducing the photosynthesis rate.

Key words Winter wheat, Limited irrigation, Photosynthesis, Fluorescence

引言

我国北方地区具备较好的土壤、光照和热量等农业生产条件,是我国重要的粮食产区,但水资源的严重匮乏制约着该地区农业生产,实施合理的农作物节水措施,已成为该地区农业可持续发展的有效途径。

近年来,为了建立高效的农业节水灌溉制度,实现农作物产出效益与灌溉用水比值最佳,许多学者

对田间限量灌溉条件下农作物性状^[1]、产量及水分利用效率^[2-3]进行了深入研究,但对限量灌溉条件下农作物的光合性能研究较少。光合作用是作物产量形成的基础,也是对土壤水分条件最为敏感的生理指标。当限量灌溉造成水分亏缺时,作物的光合作用受到气孔和非气孔两种不同类型因素的限制。前者指的是水分亏缺使气孔导度减小,进入叶肉细胞的 CO₂ 减少,不能满足光合碳同化的需求,从而导致光合速率降低;而后者是指由于光化学器官活性

收稿日期: 2011-04-01 修回日期: 2011-04-20

* 国家重点基础研究发展计划(973计划)资助项目(2006CB403406)、国家高技术研究发展计划(863计划)资助项目(2006AA100203)和国家自然科学基金资助项目(50869001)

作者简介: 燕辉, 博士生, 主要从事农业节水研究, E-mail: hnyanhui@yeah.net

通讯作者: 胡笑涛, 副教授, 主要从事节水灌溉理论与技术研究, E-mail: huxiaotao11@nwsuaf.edu.cn

降低等非气孔因素造成的光合作用能力下降^[4]。

本文以冬小麦在开花期、灌浆初期及灌浆末期不同生育时期光合性能的变化为研究对象,应用光合荧光分析技术,结合反映光合作用“表现性”的气体交换指标与反映光合器官“内在性”的叶绿素荧光指标,深入探讨在实际农业生产中限量灌溉条件下冬小麦各生育时期对气孔的调控,以及影响光合特性的主要限制因素^[5]。

1 试验

1.1 试验材料

田间试验在西北农林科技大学旱区农业水土工程教育部重点实验室节水灌溉试验站进行。试验站位于渭北三道台塬(东经 108°24', 北纬 34°20'), 海拔 521 m, 土壤为壤土。种植前测定田间土壤基本理化性质为: pH 值为 8.14、有机质含量 6.08 g/kg、全氮含量 0.92 g/kg、全磷含量 0.68 g/kg、全钾含量 18.86 g/kg、碱解氮含量 56.81 mg/kg、速效磷含量 26.36 mg/kg、速效钾含量 106.31 mg/kg、田间持水量 θ_f 为 24%。试验材料为冬小麦。

1.2 试验设计

冬小麦在全生育期内灌 3 次水, 分别为冬灌、拔节期灌水和灌浆水。试验设置 4 个灌水水平, 每次灌水量分别为 80 mm(充分供水)、60 mm(轻度限水)、40 mm(中度限水)、20 mm(重度限水); 各处理设置 4 个重复, 共 16 个试验小区。小区面积为 16 m², 周围分别设 0.5 m 的土埂挡水。灌水方式采用畦灌, 灌水量用水表来控制。播种前将底肥一次性施足, 整个生育期不再追肥。雨天搭塑料膜防雨, 以避免降雨对灌水处理的影响。除灌溉外, 其他田间管理措施均保持一致。

1.3 观测项目和方法

1.3.1 气体交换指标测定

在冬小麦开花时将同一天开花的单株标记, 分别于开花期、灌浆初期和灌浆末期晴朗天气的上午 9:00 ~ 11:00, 采用 Li-6400 型光合作用测定系统(Li-COR 6400, USA)对已标记单株叶片的光合速率 P_n 、气孔导度 G_s 、胞间 CO₂ 浓度 C_i 及外界 CO₂ 浓度 C_a 进行测定。气孔限制值 L_s 根据 Berry 和 Downton 的方法^[6]计算, 即

$$L_s = 1 - C_i/C_a$$

1.3.2 叶绿素荧光指标测定

在测定冬小麦叶片气体交换指标同时, 采用德国 Walz 公司生产的 Imagine-PAM 调制荧光仪测定叶片叶绿素荧光指标。叶片暗适应 30 min 后, 先用一束小于 0.1 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的弱光照射, 得初始荧

光 F_o ; 打开饱和脉冲光 (5 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 0.8 s), 得暗适应下最大荧光 F_m ; 再用光化光连续照射一段时间后, 得稳态荧光 F_s ; 此时用饱和脉冲光照射, 可得光适应下最大荧光 F'_m ; 光适应下初始荧光 F'_o 则由仪器自动计算给出, 即

$$F'_o = F_o / [(F_m - F_o)/F_m + F_o/F'_m]$$

根据荧光指标计算^[7]得出:

PS II 最大光化学效率

$$F_o/F_m = (F_m - F_o)/F_m$$

PS II 实际光化学效率

$$\Phi_{\text{PSII}} = (F'_m - F'_s)/F'_m$$

光化学猝灭系数

$$Q_p = (F'_m - F'_s)/(F'_m - F'_o)$$

非光化学猝灭系数

$$N_{pq} = (F_m - F'_m)/F'_m$$

2 结果及分析

2.1 限量灌溉对冬小麦光合作用的影响

光合作用是形成农作物产量的基础, 小麦开花后是籽粒产量形成的主要时期^[8]。对开花后叶片光合速率的研究表明, 冬小麦在开花期、灌浆初期维持相对较高的光合速率, 有利于同化物合成和积累, 增加籽粒产量, 随着生育时期推移, 灌浆末期光合速率降低。轻度限水在各生育时期没有对冬小麦叶片光合速率造成显著影响, 而中度、重度限水则造成其光合速率降低。气孔导度表现出与光合速率一致的变化趋势, 充分供水与轻度限水条件下的叶片气孔导度始终高于中度、重度限水。表明中度、重度限量灌溉造成的水分胁迫导致了气孔关闭(图 1)。

C_i 是光合气体交换过程中的一个十分重要的参数, 作为其来源的外界 CO₂ 浓度、气孔导度和作为其消耗的叶片光合碳同化均会对其产生重要影响^[9]。开花期与灌浆初期冬小麦叶片光合碳同化能力强, 消耗掉大量胞间 CO₂, 这有利于同化物的积累和转化、籽粒灌浆和产量增加; 这一阶段中度和重度限水会导致气孔关闭, C_i 降低, 不利于光合产物积累和籽粒灌浆, 这与聂朝娟等研究结果^[10]一致。随着生育时期的推进, 叶片逐渐衰老, 灌浆末期光合碳同化能力减弱, CO₂ 在细胞间隙大量积累, 且随着灌溉量的减少, C_i 呈现出增加趋势(图 1)。

L_s 是用来定量分析光合的限制因子的指标^[4], 它是一个相对概念, 由气孔对 CO₂ 的开度和碳同化对 CO₂ 的需求共同决定^[5]。冬小麦在开花期与灌浆初期, 叶片气孔导度高, 但同化物的积累和灌浆对 CO₂ 的需求更高, 从而导致这段时期 L_s 较高; 中度和重度限水造成的气孔关闭使 L_s 更高。灌浆末期

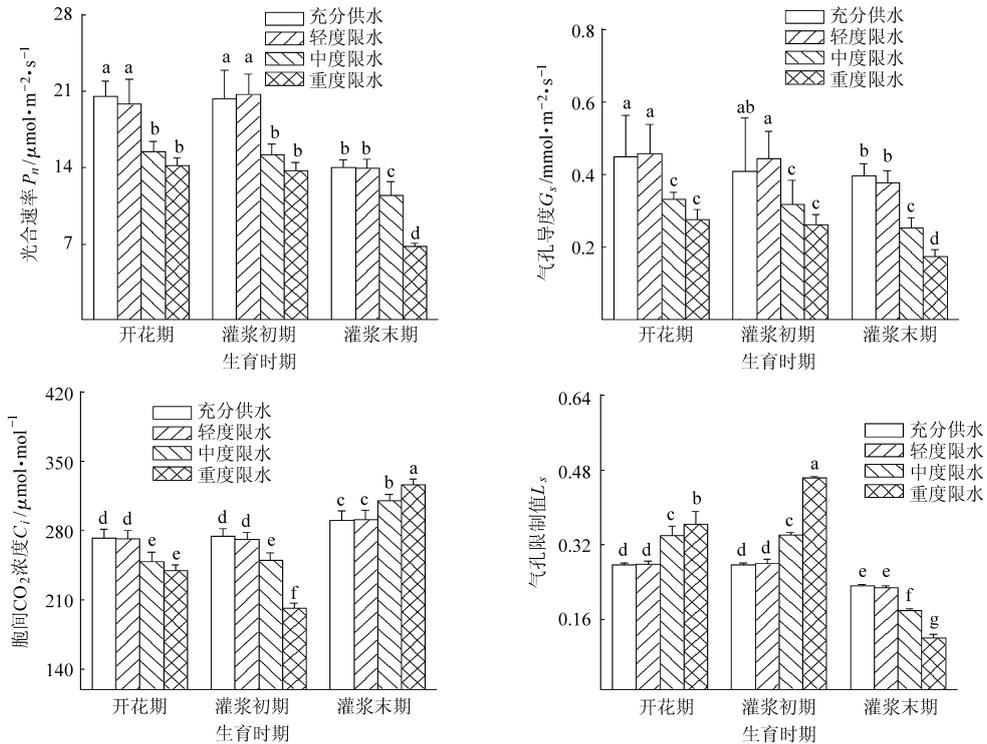


图 1 限量灌溉对冬小麦光合作用的影响

Fig. 1 Effects of limited irrigation on photosynthesis of winter wheat

气孔导度较低,但这一时期的光合速率更低,表现出低的气孔限制;重度限量灌溉下, L_s 最低(图 1)。

2.2 限量灌溉对冬小麦叶绿素荧光的影响

由植物光化学系统激发的包含大量光化学信息的荧光信号,对外界环境条件极为敏感,能够迅速、灵敏地反应外界环境条件对植物光合作用的影响^[11],利用叶绿素荧光分析技术,也能够对实际农业生产中田间作物的碳同化进程进行判定^[12]。在冬小麦限量灌溉研究中,通过对叶片叶绿素荧光分析可以深入了解水分条件对光合特性的影响。 F_v/F_m 代表 PS II 最大光化学效率^[13],研究发现:在冬小麦开花期与灌浆初期, F_v/F_m 较高且在各种不同的灌溉条件下保持稳定,表明限量灌溉并未使该时期冬小麦 PS II 最大光化学效率发生改变。伴随着冬小麦生育期的推进,叶片逐渐衰老,光合器官老化,PS II 最大光化学效率受到抑制,且随着灌水限额的减少呈现出降低趋势(图 2)。

Φ_{PSII} 是指 PS II 在光照环境条件下部分关闭时的光化学效率^[14], Q_p 反映了 PS II 反应中心聚光色素所吸收光能中参与光合电子传递的份额^[15]。研究表明:开花期与灌浆初期 Φ_{PSII} 与 Q_p 较高,叶片通过维持较高的 PS II 开放程度,增加吸收光能中用于光合电子传递的份额,而提高同化物的合成速率,这有利于小麦籽粒灌浆和生物学产量增加。此时轻度限水对 Φ_{PSII} 、 Q_p 没有显著影响;随着亏水的加剧,水分胁迫导致冬小麦降低 PS II 开放比例、抑制光合电

子传递能力,使 Φ_{PSII} 与 Q_p 降低,从而导致同化力(ATP 和 NADPH)减少^[16],同化物积累与籽粒灌浆受到影响。灌浆末期 Φ_{PSII} 与 Q_p 较低,光合速率显著下降,且随着灌溉定额的减少表现出降低趋势(图 2)。

N_{pq} 是指 PS II 反应中心聚光色素吸收的光能不参与电子传递与同化力形成而以热能耗散的部分^[13],是光合器官的一种自我保护机制^[17]。在小麦开花期与灌浆初期,天线色素吸收的光能主要用于光合电子传递和同化力(ATP 和 NADPH)形成,以热的形式耗散掉的光能较少, N_{pq} 较低;中度、重度限量灌溉条件下,水分胁迫导致 N_{pq} 升高,吸收的光能以热的形式耗散掉,缓解了能量过剩对光合器官的损伤,这与周祥利等对池栽玉米的研究结果^[18]相一致。灌浆末期叶片衰老,PS II 反应中心活性降低,大量已吸收的光能不能用于光合电子传递而是以热的形式耗散掉;水分胁迫下,这种现象更加明显(图 2)。

2.3 限量灌溉的光合荧光分析

光合作用是作物能量获取和同化物合成的根源^[19],也是作物产量形成的物质基础^[20]。水分条件是影响作物光合作用的重要环境因素。研究表明,水分亏缺条件下作物光合作用降低有两个原因:一方面水分亏缺导致气孔导度降低,进入叶肉细胞的 CO_2 不能满足同化物合成的需求。另一方面水分亏缺导致光化学系统受损或参与光合碳同化的有

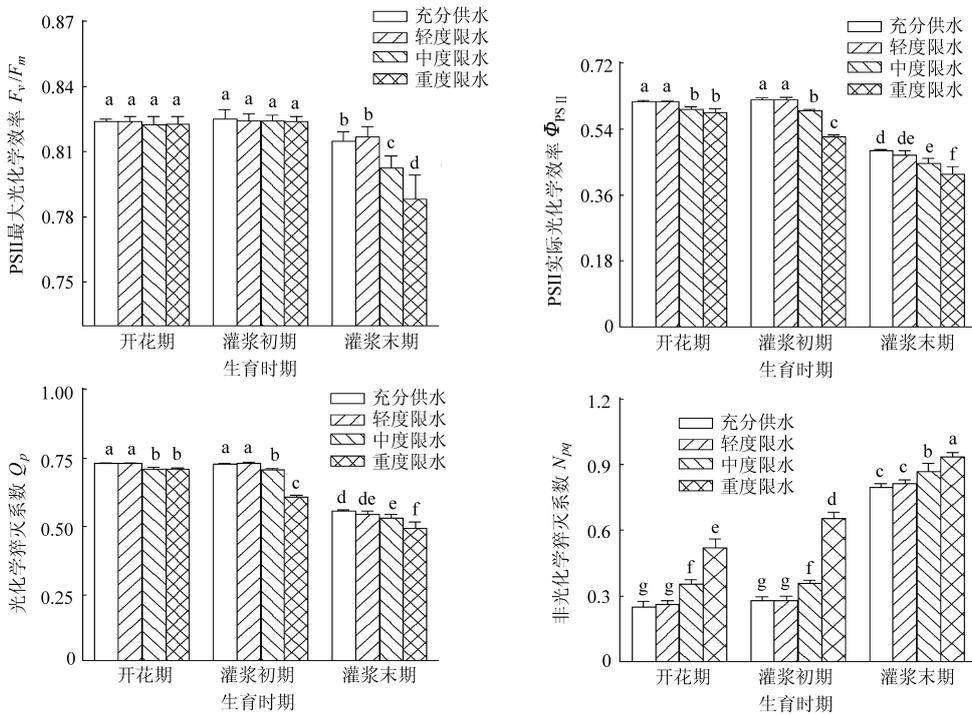


图2 限量灌溉对冬小麦叶绿素荧光的影响

Fig. 2 Effects of limited irrigation on chlorophyll fluorescence of winter wheat

关酶活性受到影响^[19,21]。前者被称为气孔限制而后者被称为非气孔限制。气孔限制降低 C_i , 而非气孔限制使 C_i 升高; 判断是气孔限制还是非气孔限制在光合碳同化速率下降中占主导, 要根据 C_i 和 L_s 的变化方向^[22]。在水分胁迫下, 光合速率与气孔导度降低, 当 L_s 上升而 C_i 下降时, 抑制作物光合碳同化的主要原因是气孔因素。当 L_s 下降而 C_i 上升时, 非气孔限制在作物光合速率降低中起主导作用^[23]。研究表明: 开花期与灌浆初期的冬小麦在中度与重度限水条件下, 光合速率与气孔导度降低, L_s 上升而 C_i 下降, 表明水分胁迫造成的气孔关闭是抑制作物同化物积累与籽粒灌浆的主要原因; 在冬小麦灌浆末期, 中度与重度限水导致光合速率与气孔导度降低, L_s 下降而 C_i 上升, 表明非气孔因素是导致光合速率降低的主要原因。

以植物光合基本理论为指导的叶绿素荧光分析技术, 是把植物光化学系统激发的荧光信号变化作为生理探针, 来认识植物光合器官状态和其对环境条件响应的新型非损伤探测和分析技术^[24]。与传统的气体交换研究相比, 它具有灵敏、迅速和“内在性”等优点^[25], 目前主要在作物抗旱、抗盐等抗性生理研究领域广泛应用, 但极少见其在农业生产中指导田间灌溉的研究。对限量灌溉条件下冬小麦光合研究过程中, 在测定传统的“表观性”的气体交换指

标基础上, 对反映光合器官“内在性”的叶绿素荧光指标进行分析发现: 中度与重度限量灌溉导致处于开花期与灌浆初期的冬小麦 N_{pq} 显著升高而 Φ_{PSII} 与 Q_p 降低, 表明在水分胁迫下冬小麦可以通过耗散过多的激发能, 消除能量过剩可能对光合器官造成的生理伤害, 从而维持了光合器官的潜在活力, 表现为该阶段稳定的 F_v/F_m ; 灌浆末期光合器官衰老, F_v/F_m 较低; 在中、重度限量灌溉造成的水分胁迫下, 光化学系统被过度激发, 光保护能力被光能过剩所超越^[26], F_v/F_m 随着水分胁迫的加剧显著降低。

3 结论

(1) 利用光合荧光分析技术, 将气体交换指标与叶绿素荧光指标相结合, 可应用于实际农业生产中冬小麦的限量灌溉研究。

(2) 轻度限量灌溉对开花期、灌浆初期、灌浆末期冬小麦光合特性没有显著影响。在冬小麦开花期与灌浆初期, 中度、重度限量灌溉造成的水分亏缺导致光能过剩, 光合器官通过部分减少 PS II 反应中心的开放, 增加热能的散失, 保护光化学系统不受损害。气孔限制是抑制光合碳同化的主要因素。灌浆末期光合器官衰老, 水分亏缺导致光合器官受损, 非气孔限制成为导致光合速率降低的主要原因。

参 考 文 献

- [J]. Australian Journal of Experimental Agriculture, 1992, 32(6): 725 ~ 730.
- 2 Stewart B A, Musick J T, Dusek D A, et al. Yield and water use efficiency of grain sorghum in a limited irrigation-dryland farming system [J]. Agronomy Journal, 1983, 75(4): 629 ~ 634.
- 3 Kang S Z, Zhang L, Liang Y L, et al. Effects of limited irrigation on yield and water use efficiency of winter wheat in the Loess Plateau of China [J]. Agricultural Water Management, 2002, 55(3): 203 ~ 216.
- 4 关义新, 戴俊英, 林艳. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(4): 293 ~ 297. Guan Yixin, Dai Junying, Lin Yan. The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation of plant leaves under water stress [J]. Plant Physiology Communications, 1995, 31(4): 293 ~ 297. (in Chinese)
- 5 徐俊增, 彭世彰, 魏征, 等. 节水灌溉水稻叶片胞间 CO₂ 浓度及气孔与非气孔限制[J]. 农业工程学报, 2010, 26(7): 76 ~ 80. Xu Junzeng, Peng Shizhang, Wei Zheng, et al. Intercellular CO₂ concentration and stomatal or non-stomatal limitation of rice under water saving irrigation [J]. Transactions of the CSAE, 2010, 26(7): 76 ~ 80. (in Chinese)
- 6 Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis [M] // Govind J. Photosynthesis; Vol II. New York: Academic Press, 1982: 263 ~ 343.
- 7 Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide [J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345): 659 ~ 668.
- 8 郑丕尧. 作物生理学导论[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1992: 121 ~ 127.
- 9 傅伟, 王天铎. 一个气孔对环境因子响应的机理性数学模型[J]. 植物生理学报, 1994, 20(3): 277 ~ 284. Fu Wei, Wang Tianduo. A mechanistic model of stomatal responses to environmental factors [J]. Acta Phytophysiological Sinica, 1994, 20(3): 277 ~ 284. (in Chinese)
- 10 聂朝娟, 邓西平, 陈炜. 花后水分亏缺对冬小麦光合特性及产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2010, 30(4): 665 ~ 669. Nie Zhaojuan, Deng Xiping, Chen Wei. Effect of water deficit after anthesis on photosynthetic characteristics and yield of winter wheat [J]. Journal of Triticeae Crops, 2010, 30(4): 665 ~ 669. (in Chinese)
- 11 罗俊, 张木清, 吕建林, 等. 水分胁迫对不同甘蔗品种叶绿素 a 荧光动力学的影响[J]. 福建农业大学学报: 自然科学版, 2000, 29(1): 18 ~ 22. Luo Jun, Zhang Muqing, Lü Jianlin, et al. Effects of water stress on the chlorophyll a fluorescence induction kinetics of sugarcane genotypes [J]. Journal of Fujian Agricultural University: Natural Science Edition, 2000, 29(1): 18 ~ 22. (in Chinese)
- 12 Earl H J, Tollenaar M. Using chlorophyll fluorometry to compare photosynthetic performance of commercial maize (*Zea mays* L.) hybrids in the field [J]. Field Crops Research, 1999, 61(3): 201 ~ 210.
- 13 Souza R P, Machado E C, Silva J A B, et al. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery [J]. Environmental and Experimental Botany, 2004, 51(1): 45 ~ 56.
- 14 张洁, 李天来. 短时间亚高温处理及其恢复对番茄光合特性的影响[J]. 农业工程学报, 2007, 23(1): 162 ~ 167. Zhang Jie, Li Tianlai. Effects of short time sub-high temperature treatment and its recovery on photosynthetic characteristics of tomato (*Lycopersicon. esculentum* Mill.) [J]. Transactions of the CSAE, 2007, 23(1): 162 ~ 167. (in Chinese)
- 15 李晓锋, 侯瑞贤, 朱玉英, 等. 高温胁迫对大白菜叶绿素荧光特性的影响[J]. 农业工程学报, 2009, 25(增刊 1): 49 ~ 54. Li Xiaofeng, Hou Ruixian, Zhu Yuying, et al. Effects of heat stress on chlorophyll fluorescence characteristics of Chinese cabbages [J]. Transactions of the CSAE, 2009, 25(Supp. 1): 49 ~ 54. (in Chinese)
- 16 郭春芳, 孙云, 唐玉海, 等. 水分胁迫对茶树叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(3): 560 ~ 564. Guo Chunfang, Sun Yun, Tang Yuhai, et al. Effect of water stress on chlorophyll fluorescence in leaves of tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2009, 17(3): 560 ~ 564. (in Chinese)
- 17 Epron D, Dreyer E, Bréda N. Photosynthesis of oak trees [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.] during drought under field conditions: diurnal courses of net CO₂ assimilation and photochemical efficiency of photosystem II [J]. Plant, Cell & Environment, 1992, 15(7): 809 ~ 820.
- 18 周祥利, 陶洪斌, 李梁, 等. 花后水分亏缺对玉米叶绿素荧光动力学参数及产量的影响[J]. 华北农学报, 2010, 25(6): 187 ~ 190. Zhou Xiangli, Tao Hongbin, Li Liang, et al. Effects of post-anthesis water deficit on the kinetic parameters of chlorophyll fluorescence and grain yield of maize (*Zea mays* L.) [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2010, 25(6): 187 ~ 190. (in

Chinese)

- 19 王利军, 马履一, 王爽, 等. 水盐胁迫对沙枣幼苗叶绿素荧光参数和色素含量的影响[J]. 西北农业学报, 2010, 19(12): 122 ~ 127.
Wang Lijun, Ma Lüyi, Wang Shuang, et al. Effects of water and salt stress on chlorophyll fluorescence parameters and pigment contents of *Elaeagnus angustifolia* L. seedlings[J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2010, 19(12): 122 ~ 127. (in Chinese)
- 20 沈允钢, 程建峰. 光合作用与农业生产[J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(6): 513 ~ 516.
Shen Yungang, Cheng Jianfeng. Photosynthesis and agricultural production [J]. Plant Physiology Communications, 2010, 46(6): 513 ~ 516. (in Chinese)
- 21 徐俊增, 彭世彰, 丁加丽, 等. 控制灌溉的水稻气孔限制值变化规律试验研究[J]. 水利学报, 2006, 37(4): 486 ~ 491.
Xu Junzeng, Peng Shizhang, Ding Jiali, et al. Stomata limitation of rice under control irrigation[J]. Journal of Hydraulic Engineering, 2006, 37(4): 486 ~ 491. (in Chinese)
- 22 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241 ~ 244.
Xu Daquan. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis[J]. Plant Physiology Communications, 1997, 33(4): 241 ~ 244. (in Chinese)
- 23 Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317 ~ 345.
- 24 张秋英, 李发东, 高克昌, 等. 水分胁迫对冬小麦光合特性及产量的影响[J]. 西北植物学报, 2005, 25(6): 1 184 ~ 1 190.
Zhang Qiuying, Li Fadong, Gao Kechang, et al. Effect of water stress on the photosynthetic capabilities and yield of winter wheat [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 2005, 25(6): 1 184 ~ 1 190. (in Chinese)
- 25 Naumann J C, Young D R, Anderson J E. Leaf chlorophyll fluorescence, reflectance, and physiological response to freshwater and saltwater flooding in the evergreen shrub, *Myrica cerifera* [J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 63(1 ~ 3): 402 ~ 409.
- 26 陈亚鹏, 陈亚宁, 徐长春, 等. 塔里木河下游地下水埋深对胡杨气体交换和叶绿素荧光的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(2): 344 ~ 353.
Chen Yapeng, Chen Yaning, Xu Changchun, et al. Effects of groundwater depth on the gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Populus euphratica* in the lower reaches of Tarim River[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(2): 344 ~ 353. (in Chinese)

(上接第 59 页)

- 18 刘晚苟, 山仑. 不同土壤水分条件下容重对玉米生长的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14(11): 1 906 ~ 1 910.
Liu Wan'gou, Shan Lun. Effect of soil bulk density on maize growth under different water regimes [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14 (11): 1 906 ~ 1 910. (in Chinese)
- 19 Andrade A, Wolf D W, Fereres E. Leaf expansion, photosynthesis, and water relations of sunflower plants growth on compacted soil [J]. Plant and Soil, 1993, 149(2): 175 ~ 184.
- 20 Passioura J B. Soil structure and plant growth [J]. Aust. J. Soil Res., 1991, 29(6): 717 ~ 728.
- 21 Bengough A G, Mullins C E. The resistance experienced by roots growing in a pressurized cell—a reappraisal [J]. Plant and Soil, 1990, 123(1): 73 ~ 82.
- 22 Ashraf Tubeileh, Virginie Groleau-Renaud, Sylvain Plantureux, et al. Effect of soil compaction on photosynthesis and carbon partitioning within a maize-soil system [J]. Soil and Tillage Research, 2003, 71(2): 151 ~ 161.