

玉米根系剖面分布对水分亏缺的响应

刘小芳^{1,2,3}, 张岁岐^{1,2}, 周小平^{1,3}, 慕自新¹, 刘立生¹

(1. 西北农林科技大学 水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨陵 712100;
2. 中国科学院 水土保持与生态环境研究中心, 陕西 杨陵 712100; 3. 中国科学院 研究生院, 北京 100049)

摘要:在水分亏缺和正常供水(土壤含水量分别维持在田间持水量的40%~45%和75%~80%)两种水分条件下,采用土柱实验方法,研究了玉米杂交种户单四号(F1)及其父本803(♂)、母本天四(a)根系剖面分布对水分亏缺的响应。结果表明:水分亏缺除了对父本的总根重无显著影响之外,使杂交种和母本的总根重以及3个品种的总根长和根系总表面积均显著下降。在剖面分布上,水分亏缺显著降低了杂交种和母本在表层土层中的根重和根表面积,使杂交种在表层和中层土层中的根长以及亲本在深层土层中的根长显著下降。可见,玉米杂交种响应中度干旱胁迫的形态学变化是减少上层干土中的根系生长,而增加深层土层中根系的相对生长,即其深层根系分布占总根系的比重较亲本高,这种根系剖面分布的优化导致杂交种较高的生物量积累和水分利用效率。

关键词:玉米根系; 剖面分布; 水分亏缺; 杂种优势; 水分利用效率

中图分类号: S152.7

文献标识码: A

文章编号: 1002-3409(2009)02-0182-05

Response of Profile Distribution of Maize Root System to Water Stress

LIU Xiaofang^{1,2,3}, ZHANG Suiqi^{1,2}, ZHOU Xiaoping^{1,3}, MU Zixing¹, LIU Lisheng¹

(1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming of the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Research Center of Soil and Water Conservation and Ecoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The soil column experiment with 3 maize (*Zea Mays* L.) genotypes (F1 hybrid HD4, ♂ 803 and a T4) was conducted to study the profile distribution of root system under water stress and sufficient water supply conditions (40%~45% and 75%~80% of field capacity). The results showed that water stress significantly decreased the total root weight, total root length and total root system surface area of 3 maize genotypes except the total root weight of ♂. As to the profile distribution of root system, water stress distinctively reduced the root weight and root surface area of both F1 and a in upper soil layers, greatly declined the root length of F1 in upper soil layers and of ♂ and a in lower soil layers. The results indicated that F1 decreased the percent of root in upper soil layers and increased it in lower soil layers in response to water stress. The percent of root in lower dry soil layers of F1 was higher than the parents, which led to higher biomass accumulation and water use efficiency.

Key words: Maize root system; profile distribution; water stress; heterosis; water use efficiency

植物处于亚致死的非生物逆境胁迫下表现出大量形态上的适应,这是植物在长期进化过程中为了减少暴露在不利环境下的机率而形成的一种主要的

生存策略。通常胁迫诱导的形态学响应(stress-induced morphogenic response, SIMRS)包括3个方面:抑制细胞伸长、刺激局部细胞分裂和改变细胞

* 收稿日期: 2008-12-26

基金项目: 国家高技术研究发展计划(863计划)(2006AA100202); 国家自然科学基金项目(30571127); 教育部新世纪优秀人才支持计划项目

作者简介: 刘小芳(1981-),女,山西榆次人,博士研究生,主要从事植物水分生理生态研究。E-mail: liuxiaofang04@hotmail.com

通信作者: 张岁岐(1966-),男,陕西岐山人,研究员,博士生导师,主要从事植物生理生态研究。E-mail: sqzhang@ms.iswc.ac.cn

的分化状态。SIMRS 是对胁迫的适应, 是一个主动的过程, 而不是胁迫所造成的不可避免的后果, 即植物通过形态上的适应来减少胁迫, 而不是被动地忍受胁迫。逆境下的 SIMRS 是生长的重新定向(reorientation), 而不是生长的停止, 这可从不同胁迫促进侧根的形成、种子萌发增加以及根冠比增加等得到证明^[22]。

土壤是一种高度异质化的(不均匀的)介质, 其中土壤含水量的变化是最常见、影响最深远的非生物逆境胁迫^[3]。在这种土壤状况下, 根系形态学上的响应, 尤其是其剖面分布对水分亏缺的响应对植物的生存以及生产力都具有至关重要的作用^[46]。关于某种作物单一品种根系剖面分布和形态改变对水分亏缺的响应已有大量研究^[729], 但将这种响应与品种的遗传特性相联系, 尤其是与原位土壤中的杂种优势相联系的研究还很少。杂种优势是作物育种上提高玉米产量的主要手段^[1012], 如何将胁迫诱导的根系形态学响应与杂种优势结合起来, 是提高当地玉米产量和水分利用效率的一个新思路。相应地, 揭示杂交品种与其父、母本之间响应水分亏缺的根系剖面分布上的差异, 必将为生产中利用杂种优势培育高水分利用效率的品种奠定理论基础。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

选用玉米品种户单四号(户四, F1)及其父本 803(♂)、母本天四(♀)为试验材料, 供试材料由西北农林科技大学农学院玉米研究所育种室提供。

1.2 实验设计

在直径 16 cm, 高度 110 cm 的纵向剖开 PVC 管中进行。为取样方便, 在加工时将 PVC 管径向一分为二, 同时在管两侧每隔 10 cm 钻一直径为 5 mm 的小孔以便测定土壤水分, 并在底部装一直径为 25 mm, 长度 60 cm 的加水弯管以便从底部加水。装土前加上管箍、管卡后用胶带纸密封以防水分散失, 同时用橡皮塞塞住取土孔。每管装风干土 24 kg, 装管时土壤含水量为 4.324%, 最大毛管持水量为 27.23%, 风干土在装管前均匀拌入尿素和磷酸二氢钾, 装管后从底部和上部同时加水, 使剖面水分达到平衡饱和。每管播种 3 粒种子, 三叶期定苗为每管 1 株, 设两个水分处理(水分亏缺 S 和正常供水 CK, 土壤含水量分别维持在土壤持水量的 40%~45% 和 75%~80%), 土面加盖蛭石并覆盖

塑料薄膜以防止土面蒸发, 从三叶期开始用称重法控水, 试验于抽雄前结束, 每处理 4 个重复。试验在防雨棚下进行。

1.3 测定方法

1.3.1 耗水量的计算 耗水量 = [灌水量 + 播种时土重 - (收获时土重 - 植株重)], 灌水量为整个试验期总灌水量, 植株重为收获时地上部生物量与根系总重量之和。

1.3.2 根系取样与分析 实验结束时, 将管箍和管卡取开, 撕掉胶带纸, 打开 PVC 管取出土柱, 从上至下每 10 cm 切割土柱为一 样本, 每样本用冲根器冲洗干净。洗出的根系用根系分析软件 CI-400 分析并计算出根长、根表面积。

1.3.3 冠层生物量与根重的测定 抽雄前从地面切割玉米收获, 将其茎叶与穗分开。将茎叶与各土层根系分别置于烘箱内, 105℃ 杀青 30 min 后, 80℃ 烘至恒重, 称重即得到冠层生物量和根重。

1.3.4 水分利用效率的计算 水分利用效率用生物量水分利用效率表示, 即耗水量/生物量。

2 结果与分析

2.1 根系形态指标对水分亏缺的响应

2.1.1 根重剖面分布对水分亏缺的响应 对三个基因型玉米在两种水分条件下的根重进行分析, 结果表明(图 1, 图 2): 无论水分亏缺还是正常供水条件下, 杂交种户四的总根重均大于父本 803 和母本天四。

在水分亏缺条件下, 杂交种和母本总根重显著下降, 而父本总根重则无显著变化。杂交种在水分亏缺条件下, 表层根重大幅度下降, 但 60 cm 以下土层根重并没有明显下降, 其总根重的下降主要是由于表层根重的显著下降。母本在 20 cm 以上土层根重也有大幅下降, 但 60 cm 以下土层根重与正常供水条件下无显著差异。父本的根重剖面分布在水分亏缺和正常供水条件下无显著差异。在正常供水条件下, 杂交种在各土层中根重均大于父母本; 在水分亏缺条件下, 杂交种除在 20 cm 以上土层根重小于父本外, 在其他各层都显著高于亲本。从表 1 可以看出, 水分亏缺条件下深层根系重量占总根重的比例较正常供水下大。水分亏缺条件下较大比例的根系分布于深层土壤中, 有利于吸收深层土壤中的水分。杂交种在水分亏缺下深层根重所占总根重的比例大于亲本, 表明其吸收利用深层土壤水分的能力高于亲本。

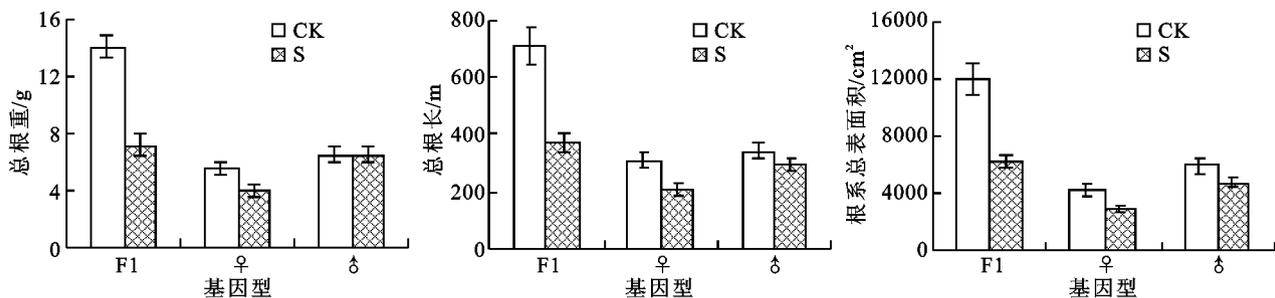


图 1 三个基因型玉米在两种水分条件下的总根重、总根长及根系总表面积

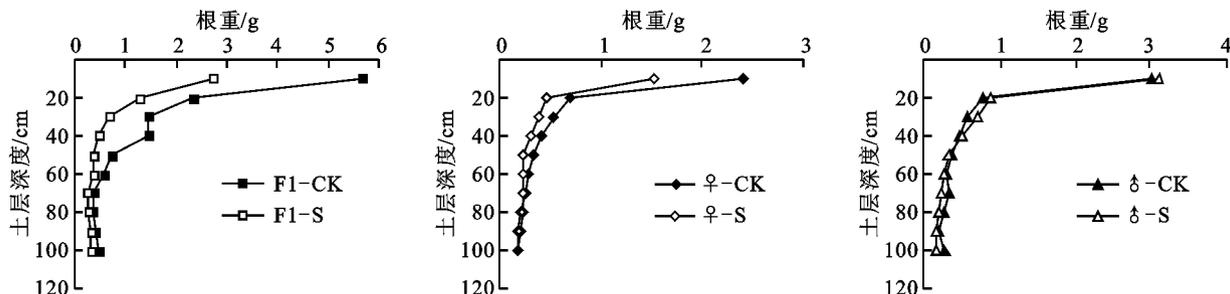


图 2 三个基因型玉米在两种水分条件下的根重剖面分布状况

表 1 三个基因型玉米在两种水分条件下不同土层中根重、根长及根表面积所占比例

根系形态指标	土层/cm	%					
		户四		天四		803	
		正常供水	水分亏缺	正常供水	水分亏缺	正常供水	水分亏缺
根重	表层(0- 30)	67.8	62.8	76.7	66.5	71.7	66.7
	中层(30- 60)	18.9	20.8	12.9	19.3	16.4	18.9
	深层(60- 100)	13.3	16.4	10.4	15.2	11.9	14.4
根长	表层(0- 30)	61.6	48.7	55.9	50.6	60.3	53.3
	中层(30- 60)	23.5	26.2	22.6	25.6	23.5	24.9
	深层(60- 100)	14.8	25.1	21.5	23.9	17.2	21.7
根表面积	表层(0- 30)	71.9	61.4	72.1	64.1	73.1	66.1
	中层(30- 60)	16.3	18.2	14.6	17.1	16.3	17.7
	深层(60- 100)	11.8	20.4	13.3	18.8	10.6	16.2

2.1.2 根长剖面分布对水分亏缺的响应 对根长在各土层中分布的测定结果表明(图 1, 图 3), 在水分亏缺条件下, 三个基因型玉米总根长显著下降, 但两种水分条件下, 杂交种玉米的总根长都显著大于亲本。水分亏缺条件下, 杂交种表层土层中根长显著下降, 中层土层中根长也有所下降, 但深层土层中根长没有显著变化。父本和母本在水分亏缺条件下, 深层土层中的根长下降。在两种水分条件下, 杂交种玉米在每一层土层中的根长都高于亲本。

从表 1 可以看出, 在水分亏缺条件下, 三个基因型玉米深层根长所占总根长的比例都有所增大, 杂交种深层根长所占比例大于亲本, 有利于其吸收深层土壤中储存的水分。

2.1.3 根表面积剖面分布对水分亏缺的响应 对玉米根表面积的测定结果表明(图 1, 图 4), 水分亏缺显著降低了玉米的根系总表面积, 但在两种水分条件下, 杂交种玉米的根系总表面积均大于亲本。

同时, 杂交种在水分亏缺条件和正常供水条件下, 各土层深度内根表面积均大于亲本。杂交种和母本在水分亏缺条件下, 表层根表面积较正常供水下有较大降低, 在 60 cm 以下土层则无显著降低。父本的根表面积在水分亏缺与正常供水条件下相比无显著差异。

从表 1 可以看出, 水分亏缺条件下, 三个基因型玉米深层根系表面积所占总根系表面积的比例都显著大于正常供水条件下所占比例。杂交种玉米深层根系表面积在水分亏缺条件下大于亲本, 表明它有更强的吸收深层土壤水分的能力。

2.2 冠层生物量和水分利用效率对水分亏缺的响应 在抽雄前对三个基因型玉米在水分亏缺和正常供水条件下的冠层生物量进行测定, 结果表明(图 5), 水分亏缺条件降低了三个玉米品种冠层生物量, 但无论在水分亏缺还是在正常供水条件下, 杂交种玉米的冠层生物量都显著高于亲本, 而父本与母本

在两种水分条件下差异都不显著。

对三个基因型玉米在两种水分条件下的水分利用效率的分析表明(图 6),水分亏缺降低了三者的水

分利用效率。在两种水分条件下,杂交种的水分利用效率都显著高于亲本,三个基因型玉米水分利用效率的大小顺序为杂交种户四>母本天四>父本 803。

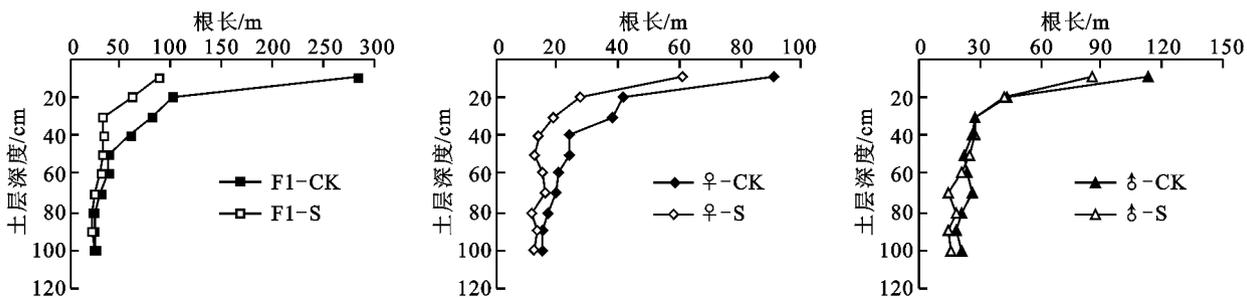


图 3 三个基因型玉米在两种水分条件下的根长剖面分布状况

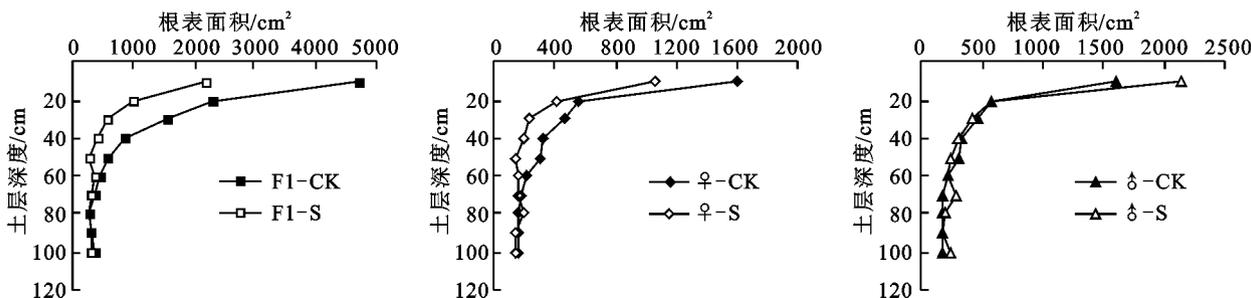


图 4 三个基因型玉米在两种水分条件下的根表面积剖面分布状况

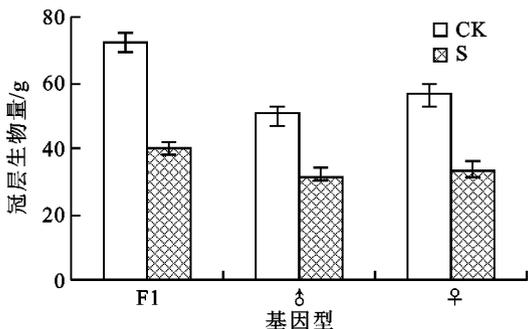


图 5 三个基因型玉米在两种水分条件下的冠层生物量

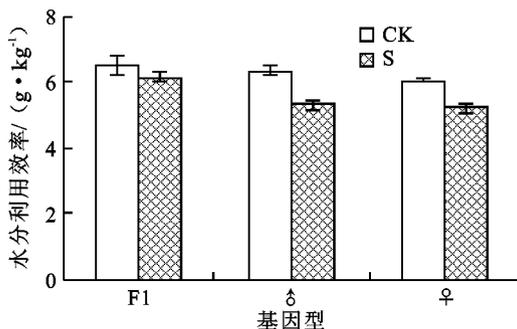


图 6 三个基因型玉米在两种水分条件下的水分利用率

3 讨论

研究表明:现代玉米栽培品种)))杂交种除了其根系净生物量(总根重、总根长和根系总表面积)显著高于其父母本之外,在逆境下的可塑性,即适应性也显著增加。如水分亏缺条件下,尽管杂交种与父母本根系净生物量均显著降低,但杂交种根系在深层土壤中的比例与正常供水条件下相比显著增加,即其生长重新定向于向土壤深层发展,表现出更有利于吸收深层土壤中水分的优势。同时分布在上层干土中的根量减少,这样相对减少了根源信号物质的强度,使气孔维持代谢所必需的开度^[13]。这两方面结合起来使杂交种的水分利用效率都优于亲本,表现出一定的杂种优势。另外,我们在大田条件下发现杂交种在拔节期干旱条件下,深层根系分布比例也增加,相反后期灌溉条件下杂交种根系在表层土壤中的分配增多,这是植物根系生长中的一种

典型的向水性现象^[14],同时也反映了杂交品种根系形态学上的高度的可塑性。

长期以来人们已经认识到杂交种具有较高的抗旱性^{[15][16]},但对其抗旱机理的研究主要集中在地上部,而对其根系对抗旱性的贡献研究较少^[17]。由于根系在土壤剖面的分布状况影响着根系接触水分的量,因此根系在土壤剖面的分布与土壤水分的吸收和消耗有着密切关系,并在土壤水分利用中发挥着重要作用^{[18][19]}。水分亏缺条件下作物对深层土壤水分的吸收占有很大比例,对小麦、水稻以及大豆等的研究表明,深层根系的发育有利于根系吸收土壤深层水分,提高作物产量。在水分亏缺条件下,深层土壤水分并未耗尽,深层土壤中根量不足限制着土壤有效水的充分吸收。因此本研究中的杂交玉米品种户单四号既是正常供水又是水分亏缺条件下的优势种,通过杂种优势的利用,这类品种的培育对提高干旱半干旱地区的粮食生产和生态环境保护都具有重要的意义。

参考文献:

- [1] Pasternak T, Rudas V, Potters G, et al. Morphogenic effects of abiotic stress: reorientation of growth in *Arabidopsis thaliana* seedlings [J]. *Environ Exp Bot*, 2005; 53, 29-314.
- [2] Potters G, Pasternak T P, Guisez Y, et al. Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble [J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12(3): 98-105.
- [3] Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients [J]. *New Phytol*, 2004, 162: 224.
- [4] Lynch J. Root architecture and plant productivity [J]. *Plant Physiology*, 1995, 109: 72-13.
- [5] McCully M E. Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizospheres [J]. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, 1999, 50: 69-178.
- [6] Malamy J E. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture [J]. *Plant Cell Environ*, 2005, 28: 67-77.
- [7] Liang B M, Sharp R E, Baskin T I. Regulation of Growth Anisotropy in Well-Watered and Water-Stressed Maize Roots (I. Spatial Distribution of Longitudinal, Radial, and Tangential Expansion Rates) [J]. *Plant Physiol*, 1997, 115: 101-111.
- [8] Asseng S, Ritchie J T, Smucker A J M, et al. Root growth and water uptake during water deficit and recovering in wheat [J]. *Plant and Soil*, 1998, 201: 265-273.
- [9] 慕自新, 张岁岐, 郝文芳, 等. 玉米根系形态性状和空间分布对水分利用效率的调控 [J]. *生态学报*, 2005, 25(11): 2895-2900.
- [10] 卢庆善, 孙毅, 华泽田. 农作物杂种优势 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2001.
- [11] Hochholdinger F, Hoekler N. Towards the molecular basis of heterosis [J]. *Trends Plant Sci*, 2007, 12: 427-432.
- [12] 苏新宏, 夏宗良, 李潮海. 玉米杂交当代优势研究进展 [J]. *玉米科学*, 2008, 16(1): 44-46.
- [13] Davies W J, Wilkinson S, Loveys B. Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture [J]. *New Phytologist*, 2002, 153: 449-460.
- [14] Eapen D, Barroso M L, Ponce G, et al. Hydrotropism: root growth responses to water [J]. *Trends Plant Sci*, 2005, 10(1): 44-50.
- [15] Bruce W B, Edmeades G O, Barker T C. Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance [J]. *J Exp Bot*, 2002, 53(366): 13-25.
- [16] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant [J]. *Functional Plant Biology*, 2003, 30: 239-264.
- [17] Passioura J B. Root and drought resistance [J]. *Agric Water Manag*, 1983, 7: 26-28.
- [18] Turner N C. Water use efficiency of crop plants: potential for improvement [M]// Buxton D R, Shibbes R, Forsberg R A, et al. *International Crop Science I. WI, USA: Madison*, 1993: 75-82.
- [19] Jackson R B, Sperry J S, Dawson T E. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions [J]. *Trends Plant Sci*, 2000, 5: 48-48.
- (上接第 180 页)
- [11] Chapagain A K, Hoekstra A Y. Water footprints of nations [C]. *Value of Water Research Report Series (No. 16)*. IHE Delft, 2004: 2-10.
- [12] FAO. *Water Resources, Development and Management Service: A climatic database for CROWAT* [DB/OL]. <http://www.fao.org>.
- [13] 中国统计局编. *新疆统计年鉴 2006* [M]. 北京: 中国统计出版社, 2006.
- [14] EPA. *List of drinking water contaminants: Ground water and drinking water* [S]. *US Environmental Protection Agency*. 2005.
- [15] 张炎, 王讲利, 毛端明, 等. 新疆主要棉区棉花肥料效应的研究 [J]. *中国棉花*, 2003, 30(11): 22-25.
- [16] USEPA. *Best management practices for pollution prevention in the textile industry* [EB/OL], www.e-textile.org.
- [17] UNEP I E. *Cleaner production in textile wet processing: a workbook for trainers* [R], *United Nations Environment Programme: Industry and Environment*, Paris. 1996.
- [18] WB. *Pollution prevention and abatement handbook 1998: Toward cleaner production* [S]. *World Bank*, Washington D. C. 1999.
- [19] Chapagain A K, Hoekstra A Y, Savenije H H G, et al. *The water footprint of cotton consumption* [C]// *Value of Water Research Report Series (No. 18)*, IHE Delft, 2005. 1-34.
- [20] 吉力力#, 阿不都万里, 赵成义. 南疆农业综合开发的环境效应及保护对策 [J]. *干旱区研究*, 1999, 16(2): 4-5.
- [21] 王立洪, 张斌, 万英. 新疆南疆农业灌溉对生态与环境的影响 [J]. *水土保持研究*, 2002, 9(1): 30-33.