

细胞分裂素调控的玉米旱后复水补偿性生长机制研究

王晓凌, 李晓倩, 赵 威, 施 江, 亓 琳, 张有福, 张利霞

(河南科技大学 农学院, 河南 洛阳 471003)

摘 要:通过检测植物生长激素研究了苗期玉米的旱后复水补偿性生长机制。结果表明:干旱胁迫导致玉米苗具有较低的地上部分和整株生物量,但复水 12 d 后旱后复水玉米苗的地上部分和整株生物量已与充分供水玉米苗之间没有了显著差别。地上生物量指数和总生物量指数,是用来评价玉米苗复水后的地上部分生物量和总生物量相对于它们自身复水前变化的指标,复水后旱后复水玉米苗呈现较高的地上生物量指数和总生物量指数。通过检测叶片和伤流液中的玉米素和玉米素核苷(Z+ZR)含量,发现旱后复水玉米苗的叶 Z+ZR 含量与地上生物量指数和总生物量指数联系密切,且其叶 Z+ZR 含量受根系的直接调控。总之,根系诱导的叶片细胞分裂素是影响玉米苗旱后复水补偿性生长的关键因素。

关键词:玉米; 细胞分裂素; 补偿性生长; 复水; 干旱胁迫

中图分类号:S311

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2016)04-0300-06

Study on the Compensatory Growth Mechanism Adjusted by Cytokinin After Corn Seedling Re-watering

WANG Xiaoling, LI Xiaoqian, ZHAO Wei, SHI Jiang, QI Lin, ZHANG Youfu, ZHANG Lixia

(College of Agronomy, He'nan University of Science and Technology, Luoyang, He'nan 471003, China)

Abstract: The compensatory growth mechanism after corn re-watering at seeding stage was investigated by testing plant hormones. Results showed that drought stress caused low biomass of aboveground and whole plant, and there was no significant difference for the biomass of aboveground and whole plant between the two treatments of re-watering after drought stress and adequate watering after six days since re-watering. Aboveground biomass index and total biomass index are the indexes indicating biomass variance of aboveground and whole plant based on their pre-rewatering biomass, respectively. High aboveground biomass index and total biomass index occurred in the treatment of re-watering after drought stress. Concentrations of zeatin and zeatin riboside (Z+ZR), in leaves and xylem sap were measured. The results showed that the value of aboveground biomass index and total biomass index were adjusted by leaf Z+ZR, and that roots regulated leaf Z+ZR concentration. Therefore, root-induced leaf cytokinin is the key factor affecting corn compensatory growth after re-watering at seeding stage.

Keywords: corn; cytokinin; compensatory growth; re-watering; drought stress

植物在水分供应紧缺时生长缓慢,此后当水分供应充足时的加速生长,会弥补或超过此前因水分胁迫所减少的生长量,这就是植物的旱后复水补偿性生长理论^[1]。该理论无论对于农业灌溉还是基于农业,均具有重要的意义。据此理论,可通过减少供水次数而实现集中利用水分,使作物节水;雨养条件下,由于雨水不能满足作物生长所需,作物只能在水分供应匮乏的情况下生长,此后在作物需水的关键时期用汇集的降雨对其进行补灌,可使作物通过补偿生长而发挥雨水

的最大功效。有研究表明,作物旱后的复水过程中不但会加速生长,而且还伴随着根系吸收能力的增强,包括细胞的渗透调节的改善和根系吸收面积的扩展^[2]。根系吸收等功能的提高是影响植物生长的一个重要因素,所以根系对作物旱后复水补偿性生长同样至关重要。因此,本研究立足于根系对地上部分生长的影响,来研究作物旱后复水的补偿性生长机制,以实现进一步揭示旱后复水补偿性生长机制的目的。

据 Dai 等^[3]对主茎被环剥的棉花的研究,环剥阻

止了根系分泌的细胞分裂素向地上部分的运输,结果叶片中的细胞分裂素含量以及相应的叶片生物量大幅下降。Wang 等^[4]对黑麦草的研究同样发现,根系诱导的细胞分裂素会调控去叶黑麦草叶片的再生。另据郭安红等^[5]的报道,土壤干旱会诱导玉米根系脱落酸含量的升高,这直接影响了叶中脱落酸含量,并导致较小的叶面积和日光合累积。尽管有学者的研究发现,植物根系能影响地上部分茎叶等器官中生长素和赤霉素的含量水平^[6-7],但有关根系产生赤霉素和生长素被输送到地上部分器官而影响植物生长发育的研究,却鲜有报道。可见,由植物根系产生或诱导的细胞分裂素和脱落酸会对地上部对茎、叶等器官的生长发育产生重要的影响。因此,从由根系诱导的地上部分激素含量水平入手,有可能对揭示作物的旱后复水补偿性生长机制做出重要的贡献。

无论从播种面积上还是从产量上来讲,玉米均为我国的第一大作物。然而,玉米是一个高耗水的作物,而且在我国的北方地区水分亏缺还是制约玉米产量提高的一个关键因素。采取有力措施提高我国的北方地区玉米的水分利用效率来有效节水,对这些区玉米产量的提高具有重要的意义。苗期良好的生长是玉米产量形成的基础,然而在我国北方地区玉米苗期(4月至6月)的有限降雨量常常造成严重的水分亏缺。故本研究拟以苗期的玉米作为试验材料,通过切割根系得到大小不同的根系来模拟水分补偿性生长过程中根系大小的变化。另外,本研究还通过检测玉米叶片中玉米素和玉米素核苷(Z+ZR)、脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)和生长素(IAA)的含量,以及伤流液中的玉米素和玉米素核苷(Z+ZR)和 ABA 含量,来探讨根系诱导的激素对玉米苗期水分补偿性生长的机制。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于2014年6月在本研究于河南科技大学农学院试验农场的遮雨棚中进行,供试材料为玉米品种郑单958。盆高23 cm,直径21 cm,每盆装5.5 kg土壤,每盆土壤含有机碳量为13.5 g/kg,共100盆。6月1日在每盆播入5粒经过挑选的饱满籽粒,7 d后待苗出齐后进行间苗,把每盆中弱小的苗拔掉,留下两个生长健壮的玉米苗。间苗后让玉米继续生长,6 d后挑选27盆生长均匀一致,且健壮的玉米幼苗来用于试验研究。接下来的玉米苗生长分为两个阶段,为时间为6 d的水分胁迫生长阶段,和时间为12 d的复水后的充分供水生长阶段。水分胁迫以维持田间持水量50%~55%为准,充分供水以维持田间持水

量75%~80%为准。

在水分胁迫生长阶段开始前,将这挑选出来的27盆分为两部分,分别为接受干旱胁迫的9盆和充分供水的18盆。在水分胁迫生长阶段结束的当天,分别将接受干旱胁迫处理的3盆和充分供水处理的6盆带回实验室,用来进行根系总的生物量和地上部分生物量、根系活力、根系可溶性碳水化合物含量、叶片和伤流液中的植物激素含量等指标的测量。供水处理6盆中的3盆用来进行上述指标的测量,将另外的3盆用刀从花盆纵向的中间位置进行水平横向切割,使花盆及根系完全断为两半,下半部分花盆抛弃,上半部分花盆用于测量断根后的根系生物量。

在复水后的充分供水生长阶段开始之前,首先将上一生长阶段剩余的充分供水的12盆中的6盆,进行断根处理。断根的方法如下:将花盆放在一水平的桌子上,用25 cm长,2.5 cm宽的刀子从花盆纵向的中间位置进行水平横向切割,使花盆及根系完全断为两半,再将这断开的两半花盆按原来位置对齐,用胶带粘到一起。本研究共有3个处理,分别为:(1)充足供水(WT);(2)充足供水并断根(WD);(3)旱后复水(WR),前6 d水分胁迫,后12 d充足供水。充分供水生长阶段每6 d将每处理6盆中的3盆带到实验室来进行生物量、植物激素含量、根系可溶性碳水化合物以及根系活力的测定。断根的目的是为了造成玉米根系大小的不同,来模拟由于水分亏缺而引起的玉米根系大小差异的现象。

1.2 测量指标及方法

用水洗的方法把玉米根系从土壤中分离出来。将叶片、根系以及茎的样品放入70℃的烘箱中烘至恒重,得到生物量。整株生物量为地上部分生物量与根系生物量的和。采用地上部分生物量指数(AI)和总生物量指数(TI)来分别评价复水后各处理的地上部分生物量和整株生物量的相对于复水前的变化幅度。AI和TI分别用公式(1)和公式(2)表示:

$$AI = \frac{SB_n - SB_0}{SB_0} \times 100\% \quad (1)$$

$$TI = \frac{SB_n + RB_n - SB_0 - RB_0}{SB_0 + RB_0} \times 100\% \quad (2)$$

式中:AI和TI分别表示地上生物量指数(%)和总生物量指数(%); SB_n 和 RB_n 分别表示复水后地上部分和根系的生物量,其中 n 表示复水后的天数,其值为6,12; SB_0 和 RB_0 表示复水开始前的地上部和根系的生物量。

可溶性糖含量用蒽酮比色法测定,根系活力用TTC(氯化三苯基四氮唑)还原法测定。伤流液收集

采用重量法:在茎基处将玉米的茎水平剪断后,立即将 0.2 g 脱脂棉立即裹在伤口处,套上密封塑料袋,并用橡皮筋扎紧。12 h 后称重脱脂棉,重量的增量即为伤流液的重量。用伤流液的重量除以 1 g/cm³ 可得伤流液的体积。采用酶联免疫吸附法(ELISA)测定各样品的 Z+ZR,ABA,GA,IAA 含量:称取新鲜样品约 0.7 g,用 5 ml 预冷的含 1 mmol/L BHT 的 80% 甲醇冰浴研磨,匀浆倒入离心管,4℃ 提取 6 h,7 000 r/min 离心 18 min,取上清液,过 C-18 柱;伤流液用 10 ml 的注射器推挤至离心管,用预冷的含 1 mmol/L BHT 的 80% 甲醇重复洗 3 次,每次 1 ml,合并洗出液至离心管。伤流液中的激素量用其含量乘以体积来计算,激素由根系向叶片中的输送速率用每小时伤流液中汇集的激素的量来表示。试剂盒由中国农业大学提供。本文表中的所有数据均为平均值,用 SAS(version 6.12)进行分析。试验数据采用 SAS (6.12)统计软件进行分析,最小显著差数法用来进行处理间的多重比较。

2 结果与分析

2.1 玉米生物量动态变化

由表 1 可知,复水前充分供水处理(WT)地上部分生物量、根系生物量、整株生物量均显著高于旱后复水处理(WR)。WT 处理的地上部分生物量复水后表现出明显高于充分供水且断根处理(WD)的趋势。地上部分生物量在复水 6 d 后 WT 处理高于 WD 处理但不具有显著性,不过在复水 12 d 后其显著高于 WD 处理。在复水 6 d 后地上部分生物量 WT 处理显著高于 WR 处理,而在复水 12 d 后却与 WR 处理之间没有了显著差别。这说明复水促进了 WR 处理玉米的快速生长。由于断根大量减少了根系生物量,WD 处理的根系生物量在复水后的 6 d 和 12 d 均显著低于 WT 处理和 WR 处理的根系生物量。WD 处理的整株生物量在复水后的 6 d 和 12 d 均显著低于 WT 处理和 WR 处理的整株生物量,而 WR 的整株生物量在复水 6 d 后显著低于 WT 处理的,然而复水 12 d 后二者之间没有了显著差别。总之,旱后复水会使干旱胁迫下的玉米苗快速生长,使其地上生物量或整株生物量接近充分供水的玉米,断根则会引起充分供水苗期玉米的地上生物量下降。

复水前 WR 处理的根冠比显著高于 WT 处理的根冠比,复水后 6 d 及 12 d 二者之间已没有了显著差别。可见干旱胁迫会造成玉米具有相对较大的根系,而复水会降低其根系相对的大小。由于具有较小的根系,复水后 3 个处理中 WD 处理具有最小的根冠

比。复水 6 d 和 12 d 后的地上生物量指数(AI)和总生物量指数(TI),WR 处理显著高于 WT 和 WD 处理,WT 处理显著高于 WD 处理(表 2)。这说明在这三个处理中,与复水前相比 WR 处理复水后的地上生物量以及整株生物量出现了最大幅度的增长。

表 1 复水后各处理生物量、根冠比

项目	复水后 天数/d	处理		
		充分供水 (WT)	充分供水 断根(WD)	旱后复水 (WR)
地上生物量 (g/盆)	0	1.61a	1.61a	1.22b
	6	1.74a	1.64a	1.52b
	12	1.88a	1.71b	1.80ab
根系生物量 (g/盆)	0	0.92a	0.380c	0.81b
	6	0.91a	0.43c	0.85b
	12	0.91a	0.46c	0.88b
整株生物量 (g/盆)	0	2.54a	2.00b	2.03b
	6	2.65a	2.06c	2.37b
	12	2.79a	2.17b	2.68a
根冠比/%	0	57.3b	23.6c	66.4a
	6	52.4a	26.0b	55.6a
	12	49.0a	26.8b	48.8a

注:不同小写字母表示处理间 $p<0.05$ 水平上差异显著。

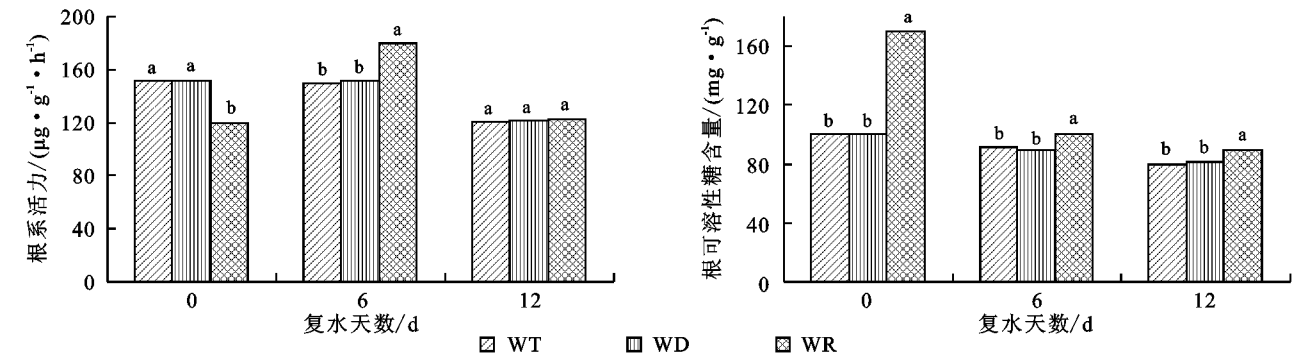
表 2 复水后各处理地上部生物量系数和总生物量系数

项目	复水后 天数	处理		
		充分供水 (WT)	充分供水 断根(WD)	旱后复水 (WR)
TI/%	6	4.4b	3.3c	16.7a
	12	9.9b	8.6c	32.0a
AI/%	6	7.8b	1.4c	24.8a
	12	16.2b	5.9c	47.7a

注:不同小写字母表示处理间 $p<0.05$ 水平上差异显著。

2.2 根系可溶性碳水化合物与根系活力

由图 1 可知,复水前 WR 处理根系中的可溶性碳水化合物含量显著高于 WT 和 WD 处理,说明干旱胁迫能促进玉米根系可溶性碳水化合物含量的增加。复水 6 d 以及 12 d 后,根系中的可溶性碳水化合物含量 WR 处理与 WT 处理之间未见显著性差别,而 WD 处理均显著高于 WT 处理。可见,旱后复水会引起根系中可溶性碳水化合物的大量损耗。根系中可溶性碳水化合物含量复水 6 d 后 WD 处理显著高于 WT 处理,复水 12 d 后 WD 处理显著高于 WT 和 WR 处理,因此,断根能促进玉米根系可溶性碳水化合物含量的增加。根系活力是反映植物根系吸收水分、养分的能力的一个指标。复水前根系活力值 WT 处理和 WD 处理均显著高于 WR 处理,而复水 6 d 后 WR 处理显著高于 WT 处理和 WD 处理,复水 12 d 后三者没有了显著差别。这说明水分胁迫会降低根系的吸收能力,而旱后复水在一定的时间内能促进根系吸收能力的增强。



注:不同小写字母表示 $p<0.05$ 水平上差异显著。

图 1 各处理玉米的根系可溶性糖含量和根系活力

2.3 激素含量

由表 3 可知,复水前叶片中的 Z+ZR 含量 WR 处理显著低于 WT 和 WD 处理,复水后的 6 d 和 12 d,其显著高于 WT 和 WD 处理。复水后的 6 d 和 12 d,WD 处理的叶 Z+ZR 含量显著低于 WT 处理的叶 Z+ZR 含量。因 Z 和 ZR 是植物细胞分裂素的主要形态,所以干旱胁迫易降低叶片中的 Z+ZR 含量,旱后复水则易提高叶细胞分裂素含量,而复水后的断根同样易降低叶细胞分裂素含量。复水前叶片中的 ABA 含量 WR 处理显著高于 WT 和 WD 处理,复水后的 6 d 其三者之间没有显著性差别,复水 12 d 后 WT 和 WR 处理二者之间同样没有显著差别。这说明干旱胁迫能提高叶片中的 ABA 含量水平,而旱后复水能有效缓解这种现象。叶片中的 IAA 和 GA 含量复水前 WR 处理显著低于 WT 处理,复水后 12 d 二者均没了显著差别,表明旱后复水有助于叶片中的 IAA 和 GA 含量的提高。

表 3 各处理叶片 Z+ZR,ABA,GA,IAA 含量

项目	复水后 天数	处理		
		WT	WD	WR
Z+ZR/ ($\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$)	0	168.43a	168.43a	127.47b
	6	166.27b	129.26c	190.12a
	12	182.25b	159.63c	220.04a
ABA/ ($\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$)	0	534.05b	534.05b	629.45a
	6	543.18a	518.69a	538.51a
	12	546.72a	526.90a	555.23a
IAA/ ($\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$)	0	42.15a	42.15a	36.27b
	6	39.84b	48.61a	32.72c
	12	52.57a	61.24a	49.63a
GA/ ($\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$)	0	1.71a	1.71a	1.53b
	6	2.99a	2.72b	2.75b
	12	2.88ab	2.93a	2.65b

注:不同小写字母表示 $p<0.05$ 水平上差异显著。

由表 4 可知,Z+ZR 与 ABA,IAA 和 GA 的比值,WR 处理在复水前显著低于 WT 和 WD 处理,复水后 6 d 和 12 d 都显著高于它们。WT 处理的 Z+

ZR 与 IAA 和 GA 的比值,在复水后 6 d 和 12 d 均显著高于 WD 处理。WT 处理的 Z+ZR 与 ABA 的比值,在复水后 6 d 显著高于 WD 处理,但在复水 12 d 后二者之间没有显著性差别。

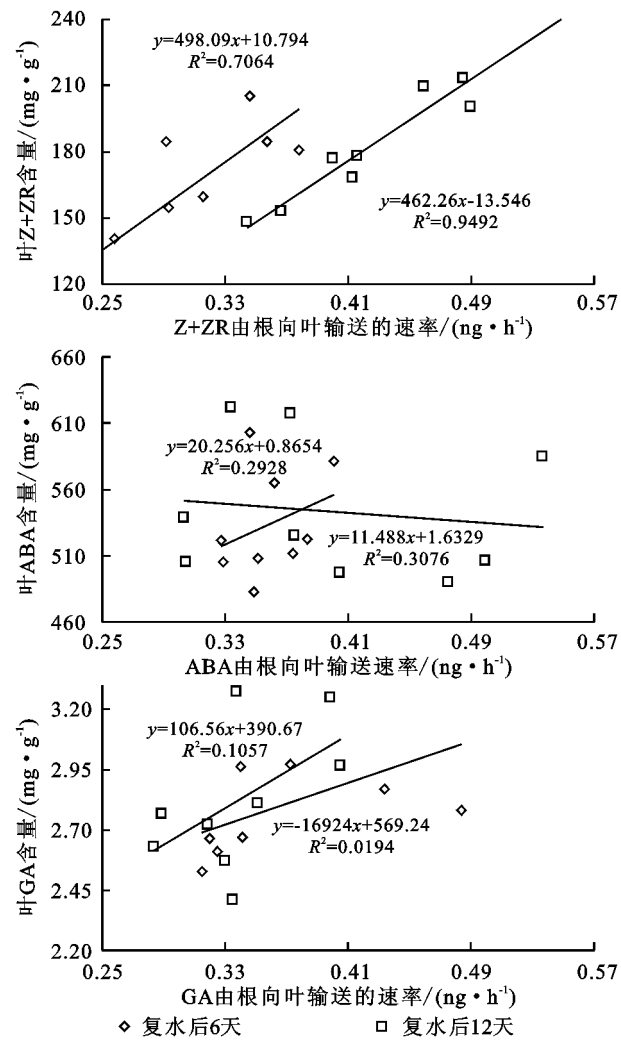
表 4 各处理 Z+ZR 与 ABA,IAA 和 GA 的比值

项目	复水后 天数	处理		
		WT	WD	WR
(Z+ZR)/ ABA	0	0.32a	0.32a	0.20b
	6	0.31b	0.25c	0.36a
	12	0.34b	0.30b	0.40a
(Z+ZR)/ IAA	0	4.00a	4.00a	3.51b
	6	4.17b	2.66c	5.81a
	12	3.52b	2.61c	4.43a
(Z+ZR)/ GA	0	98.51a	98.51a	83.57b
	6	55.66b	47.48c	69.13a
	12	64.32b	54.18c	83.03a

注:不同小写字母表示 $p<0.05$ 水平上差异显著。

由表 5 可知,复水前 WR 处理的 Z+ZR 由根向叶输送的速率显著高于 WT 和 WD 处理;复水后的 6 d 和 12 d,Z+ZR 由根向叶输送的速率 WR 处理显著高于 WT 和 WD 处理,WT 处理显著高于 WD 处理。因此,干旱胁迫则会引起 Z+ZR 由根向叶输送速率的降低,旱后复水会诱导细胞分裂素由根向叶输送的速率的升高,而断根则会引起细胞分裂素由根向叶输送的速率的降低。复水前以及复水 6 d 后 WR 处理的 ABA 由根向叶输送的速率显著高于 WT 和 WD 处理,复水 12 d 后显著低于 WT 和 WD 处理。说明干旱胁迫则会引起 ABA 由根向叶输送的速率的提高,复水则会缓解这一趋势。GA 由根向叶输送的速率复水前 WR 处理显著低于 WT 和 WD 处理,可见,干旱胁迫会引起赤霉素由根向叶输送的速率的降低。复水后 6 dGA 由根向叶输送的速率 WT 处理显著高于 WR 处理,而复水后 12 dWR 处理显著高于 WT 处理。这说明旱后复水未能对 GA 由根向叶输送的速率产生有规律的影响。根据图 2,复水 6 d 和 12 d 后叶 Z+ZR 含量与其由根系向叶输送的速率存在着

一个极显著性的正相关关系,而叶片的 ABA 和 GA 却与它们根系向叶输送的速率之间不存在着显著性的相关关系。据表 6 可知,复水后 6 d 和 12 d 后叶 Z+ZR 含量与地上生物量指数和总生物量指数也呈现极显著性的正相关关系。



注: * 表示显著($n=9, p<0.05$); ** 表示极显著($n=9, p<0.01$)。

图 2 各处理叶 Z+ZR、ABA、GA 和它们由根向叶
输送速率之间的相关关系

表 5 各处理 Z+ZR 以及 ABA 由根系向叶片输送的速率

项目	复水后 天数	处理		
		WT	WD	WR
Z+ZR/ (ng·h ⁻¹)	0	0.17a	0.17a	0.14b
	6	0.30b	0.25c	0.36a
	12	0.43b	0.37c	0.51a
ABA/ (ng·h ⁻¹)	0	0.79b	0.79b	0.92a
	6	1.22c	1.32b	1.48a
	12	1.47b	2.07a	1.12c
GA/ (ng·h ⁻¹)	0	0.12a	0.12a	0.09b
	6	0.12a	0.09b	0.10b
	12	0.09b	0.10ab	0.10a

注:不同小写字母表示 $p<0.05$ 水平上差异显著。

表 6 各处理叶激素含量与地上生物量系数和
总生物量指数之间的相关系数

项目	复水后 天数	地上生物 量指数	总生物 量指数
叶 Z+ZR 含量	6	0.804**	0.773*
	12	0.816**	0.798**
叶 ABA 含量	6	0.243	0.118
	12	0.226	0.141
叶 IAA 含量	6	-0.702*	-0.472
	12	-0.418	-0.354
叶 GA 含量	6	0.002	-0.173
	12	-0.437	-0.470

注: * 表示显著($p<0.05$); ** 表示极显著($p<0.01$)。

3 讨论

3.1 补偿生长与细胞分裂素

与充分供水处理相比,复水前的水分胁迫抑制了旱后复水处理的生长,造成了其较低的地上生物量以及总生物量,其地上部分生物量和整株生物量仅为充分供水处理的 76.5%和 81.7%。复水后旱后复水处理出现了加速生长的状况,其地上部分生物量指数和总生物量指数在复水 12 d 后分别为充分供水处理的 2.8、2.2 倍,其地上生物量和总生物量在复水 12 d 后已与充分供水处理之间没有了显著性差别,基本持平。因此,受干旱胁迫的玉米复水后的加速生长导致补偿性生长的发生,进而弥补了干旱胁迫所减少的生长量。牛俊义等^[8]的研究发现,豌豆旱后复水可引起其叶片细胞分裂素含量的增加,罗宏海等^[9]对膜下滴灌的棉花进行了研究,结果发现旱后复水也可导致棉花叶片呈现较高含量水平的细胞分裂素。本研究同样表明,旱后的复水易提高玉米叶细胞分裂素含量。而且本研究各处理叶片 Z+ZR 含量与其地上生物量指数和总生物量指数还具有一种显著性的正相关关系。许多学者报道,细胞分裂素是一种重要的可以促进植物生长发育的激素^[10-11]。所以,叶片细胞分裂素与旱后复水玉米的加速生长有着密切的关系,它也是诱发旱后复水玉米补偿性生长的关键。

3.2 细胞分裂素由根向叶的输送

一般来讲,植物体内细胞分裂素可经木质部伤流液从根系传输到地上部分的茎叶中^[12]。本研究中,复水后 6 d 以及 12 d 旱后复水处理具有较高的 Z+ZR 从根系到叶片的传输速率,以及较高的叶 Z+ZR 含量,而断根处理具有较低的 Z+ZR 从根系到叶片的传输速率,以及较低的叶 Z+ZR 含量。另外,复水 6 d 以及 12 d 后,各处理 Z+ZR 由根系向叶片输送的速率与其叶片中的含量还具有一种显著性的正相关关系。故,复水后玉米叶片中的细胞分裂素含量会受到根系的直接调控。

对植物而言,较大的根系会支撑其地上部分较大的茎叶。在棉花、互花米草等植物上的研究表明,较大的根系会促进地上部分茎叶迅速生长^[13-14]。与地上部相比,干旱胁迫造成旱后复水处理相对较大的根系,这会有利于其旱后复水的快速生长。断根导致断根处理具有较小的根系,这显然不利于其快速的生长。复水后6 d和12 d,断根处理的地上生物量和整株生物量系数为充分供水处理的32.05%和42.64,仅为旱后复水处理的11.57%和19.71%。干旱胁迫还造成较高的根系可溶性碳水化合物含量,较高的可溶性碳水化合物亦可能是一种碳源贮存,可用于复水后的快速生长。另外,受干旱胁迫的影响,旱后复水处理复水后较高的根系吸收能力必然会影响到地上部分叶片的生长。植物根系和地上部分生长有着密切的联系,强大的根系功能常常能促进茎叶的旺盛生长。干旱胁迫所引起的旱后复水处理复水后根系功能的提高必然会刺激地上茎叶的快速生长,而由根系向叶片输送的较多细胞分裂素有可能是根对叶施加影响的关键媒介之一。断根处理的其较小的根系,以及由于断根造成的对其根系的伤害必然会对地上茎叶的生长产生负面影响,由根系向叶片输送的较少细胞分裂素同样有可能是根对叶施加影响的关键媒介之一。

有研究表明,干旱所引起的根向叶输送的ABA是导致其气孔导度降低和生长受抑制的重要原因^[7,15]。在本研究中,复水后由于干旱的解除,根系向叶片输送ABA减弱,这也有助于WR处理旱后能快速生长。另外,复水过程中叶片细胞分裂素含量水平的提高也会引起ABA含量水平的降低,因细胞分裂素抑制植物的衰老,而ABA则会促进植物的衰老,二者是相互抵抗的关系。尽管GA或IAA与复水后各处理生长速率之间不存在着显著性的正相关关系,但是它们对于旱后复水的补偿性再生还是有非常重要的积极意义,因为各种植物激素的生理效应是相互影响的,而且植物的生长还是一个包括细胞分裂素、赤霉素以及生长素等,多种激素的综合调节的过程。玉米复水后的补偿性生长主要是一个涉及光合有机物质在玉米体内集聚的过程。叶片细胞分裂素有助于增加氮素从根系向叶片中的输送^[16],而叶片中氮素的聚集能有效促进光合作用的进行^[17]。所以,借助于促进光合作用的进行,细胞分裂素在玉米旱后复水后的补偿生长的过程中起了一个主导的作用。另外从植物生长激素平衡方面来说,复水均促进了Z+ZR与ABA,IAA和GA比值的升高。这也说明了,植物生长是一个多种激素综合作用的过程,但复水期间激素之间的平衡向细胞分裂素占据主导位置的趋势方向发展。总之,旱后复水补偿性生长是一个多种激素综合作用的过程,但从根叶互作的角度来讲,细胞分裂素起着主导作用。

4 结论

干旱胁迫抑制了玉米生长,造成其较小的地上和整株生物量,却提高了玉米较大的根冠比、根系可溶性碳水化合物含量。玉米旱后复水则会促其生长,复水12 d后使其地上部分生物量以及总生物量达到充分供水玉米地上部分生物量以及整株生物量的水平,呈现出补偿生长的明显特征。玉米旱后复水还会引起其叶片较高水平的细胞分裂素含量,较大的由根系向叶片输送细胞分裂素的速率,和较高的根系吸收能力。另外,经相关性分析发现,旱后复水玉米叶片的细胞分裂素含量水平与由根系向叶片输送的细胞分裂素之间存在着密切的联系,还与其复水后的快速生长密切相关。总之,从根叶互作的角度来讲,玉米旱后复水所表现出的补偿性生长与其叶片细胞分裂素的含量水平有着密切的联系。

参考文献:

- [1] 山仑. 旱地农业技术发展趋向[J]. 中国农业科学, 2002, 35(7):848-855.
- [2] 梁爱华, 马富裕, 梁宗锁, 等. 旱后复水激发玉米根系功能补偿效应的生理学机制研究[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版, 2008, 36(4):58-64.
- [3] Dai J, Dong H. Stem girdling influences concentrations of endogenous cytokinins and abscisic acid in relation to leaf senescence in cotton[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2011, 33(5):1697-1705.
- [4] Wang X L, Wang J, Li Z Q. Correlation of continuous ryegrass regrowth with cytokinin induced by root nitrate absorption[J]. Journal of Plant Research, 2013, 126(5):685-697.
- [5] 郭安红, 刘庚山, 任三学, 等. 阳园燕. 玉米根、茎、叶中脱落酸含量和产量形成对土壤干旱的响应[J]. 作物学报, 2004, 30(9):888-893.
- [6] Bacaicoa E, Mora V, Zamarreño Á M, et al. Auxin: a major player in the shoot-to-root regulation of root Fe-stress physiological responses to Fe deficiency in cucumber plants[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2011, 49(5):545-556.
- [7] Coelho Filho M A, Colebrook E H, Lloyd D P A, et al. The involvement of gibberellin signalling in the effect of soil resistance to root penetration on leaf elongation and tiller number in wheat[J]. Plant and Soil, 2013, 371(1-2):81-94.
- [8] 牛俊义, 闫志利, 林瑞敏, 等. 干旱胁迫及复水对豌豆叶片内源激素含量的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2009, 27(6):154-159.
- [9] 罗宏海, 韩焕勇, 张亚黎, 等. 2013. 干旱和复水对膜下滴灌棉花根系及叶片内源激素含量的影响[J]. 应用生态学报, 2013, 24(4):1009-1016.

农业现代化水平空间分异呈“北高南低”分布态势,与宁夏自然分区呈耦合关系。

参考文献:

- [1] 丁志伟,张改素,王发曾. 中原经济区“三化”协调的内在机理与定量分析[J]. 地理科学, 2013, 33(4): 402-403.
- [2] 师谦友. 发达国家的农业现代化对我国农业发展的启示[J]. 人文地理, 1993, 8(4): 64-69.
- [3] 孙科. 对我国农业现代化深层次问题的思考[J]. 中国人口·资源与环境, 2002, 12(1): 32-35.
- [4] 王国敏,周庆元. 我国农业现代化测评体系的构建与应用[J]. 经济纵横, 2012, 28(2): 69-74.
- [5] 何传启. 世界农业现代化的发展趋势和基本经验[J]. 学习论坛, 2013, 29(5): 33-37.
- [6] 李丽纯. 后现代农业视角下的中国农业现代化效益水平测评[J]. 农业经济问题, 2013(12): 7-14.
- [7] 谭爱花,李万明,谢芳. 基于可持续发展的农业现代化目标的构建[J]. 生态经济, 2011(9): 113-116.
- [8] 李二玲,庞安超,朱纪广. 中国农业地理集聚格局演化及其机制[J]. 地理研究, 2012, 31(5): 885-898.
- [9] 李裕瑞,王婧,刘彦随,等. 中国“四化”协调发展的区域格局及其影响因素[J]. 地理学报, 2014, 69, (2): 199-212.
- [10] 徐维祥,舒季君,唐根年. 中国工业化、信息化、城镇化、农业现代化同步发展测度[J]. 经济地理, 2014, 34(9): 1-6.
- [11] 乌东峰,张世兵,曾栋梁. 基于模糊综合评价的现代多功能农业研究[J]. 经济地理, 2009, 29(12): 2075-2079.
- [12] 李丽纯. 基于灰色优势分析的中国农业现代化水平测度与波动趋势分析[J]. 经济地理, 2013, 33(8): 116-120.
- [13] 辛岭,王济民. 我国县域农业现代化发展水平评价: 基于全国 1980 个县的经验分析[J]. 农业现代化研究, 2014, 35(6): 673-678.
- [14] 徐贻军,任木荣. 湖南现代农业发展水平评价[J]. 经济地理, 2009, 29(7): 1166-1171.
- [15] 于正松,李同昇,龙东平,等. 陕、甘、宁三省(区)农业现代化水平格局演变及其动因分析[J]. 地理科学, 2014, 34 (4): 411-419.
- [16] 宁夏回族自治区统计局. 宁夏统计年鉴(2002—2014) [M]. 北京: 中国统计出版社, 2014.
- [17] 米文宝. 宁夏人文地理[M]. 香港: 中国社会科学出版社, 2006.
- [18] 国家统计局国民经济综合统计司. 中国区域经济统计年鉴(2002—2014) [M]. 北京: 中国统计出版社, 2014.
- [19] 国家统计局农村社会经济调查司. 中国农村统计年鉴(2002—2014) [M]. 北京: 中国统计出版社, 2014.
- [20] 辛岭,蒋和平. 我国农业现代化发展水平评价指标体系的构建和测算[J]. 农业现代化研究, 2010, 31(6): 646-650.
- [21] 农业现代化评价指标体系构建研究课题组. 农业现代化评价指标体系构建研究[J]. 调研世界, 2017(7): 41-47.
- [22] 袁久和,祁春节. 基于熵值法的湖南省农业可持续发展能力动态研究[J]. 长江流域资源与环境, 2013, 22(2): 554-560.
- [23] 易丹辉. 数据分析与 Eviews 应用[M]. 北京: 中国人民大学出版社, 2008.
- [24] 龙冬平,李同昇,苗园园,等. 中国农业现代化发展水平空间分异及类型[J]. 地理学报, 2014, 69(2): 213-226.
- [25] 浦汉听,钮仲勋. 地理环境对我国农业发展的影响[J]. 中原地理研究, 1982(2): 74-79.
- [26] 宁夏主体功能区规划编制工作领导小组办公室. 宁夏回族自治区主体功能区规划—构建高效、协调、可持续的国土空间开发格局[Z]. 2013-03-06.

(上接第 305 页)

- [10] Xu Z, Wang Q M, Guo Y P, et al. Stem-swelling and photosynthate partitioning in stem mustard are regulated by photoperiod and plant hormones[J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 62(2): 160-167.
- [11] Choi J, Hwang I. Cytokinin: perception, signal transduction, and role in plant growth and development[J]. Journal of Plant Biology, 2007, 50(2): 98-108.
- [12] Dodd I C. Root-to-shoot signalling: assessing the roles of 'up' in the up and down world of long-distance signalling in planta[C]//Root physiology: from gene to function. Springer Netherlands, 2005: 251-270.
- [13] 刘瑞显,陈兵林,王友华,等. 氮素对花铃期干旱再复水后棉花根系生长的影响[J]. 植物生态学报, 2009, 33 (2): 405-413.
- [14] Hessini K, Martínez J P, Gandour M, et al. Effect of water stress on growth, osmotic adjustment, cell wall elasticity and water-use efficiency in *Spartina alterniflora* [J]. Environmental and Experimental Botany, 2009, 67(2): 312-319.
- [15] Xiong Y C, Xing G M, Li F M, et al. Abscissic acid promotes accumulation of toxin ODAP in relation to free spermine level in grass pea seedlings (*Lathyrus sativus* L.) [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2006, 44(2): 161-169.
- [16] Tamaki V, Mercier H. Cytokinins and auxin communicate nitrogen availability as long-distance signal molecules in pineapple (*Ananas comosus*) [J]. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(11): 1543-1547.
- [17] Kobayashi H, Inoue S, Gyokusen K. Spatial and temporal variations in the photosynthesis-nitrogen relationship in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) canopy [J]. Photosynthetica, 2010, 48(2): 249-256.