

玉米根系水流导度差异及其与解剖结构的关系 *

王周锋^{1,2} 张岁岐^{1**} 刘小芳^{1,2}

(¹ 中国科学院-水利部水土保持与生态环境研究中心 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,杨凌 712100;

² 中国科学院研究生院,北京 100039)

【摘要】 在人工气候室水培条件下,从单根水平研究了不同水分条件下玉米根系水流导度的基因型差异及解剖结构之间的关系.结果表明,抗旱性的杂交种户单四号具有水流导度上的杂种优势现象,不抗旱的父本 803 根系水流导度最低,3 个品种根系水流导度大小为 F_1 代户单四号 > 母本天四 > 父本 803;水分胁迫普遍降低了根系直径、导管直径和皮层厚度.同时,玉米品种根系的解剖结构和根系水流导度有关,正常水分条件下,根系导管直径与 3 个玉米品种的根系水流导度呈正相关,胁迫条件下则呈负相关.无论是在胁迫还是正常水分条件下,根系皮层厚度占根系直径的比例与根系水流导度都呈负相关,说明根系皮层是根系吸收水分的主要阻力部位.

关键词 水分胁迫 玉米 水流导度 解剖结构

文章编号 1001 - 9332(2005)12 - 2349 - 04 **中图分类号** Q945.79 **文献标识码** A

Root system hydraulic conductivity of different genotype maize and its relationship with root anatomy. WANG Zhoufeng^{1,2}, ZHANG Suiqi¹, LIU Xiaofang^{1,2} (¹ State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming of the Loess Plateau, Institute of Water and Soil Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100; ² Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2005, 16(12): 2349 ~ 2352.

Under solution culture condition and by using pressure chamber techniques, this paper studied the difference of root system hydraulic conductivity (L_{pr}) of different genotype maize at the level of individual root, and its relationship with root anatomy. The results showed that the L_{pr} of root system was different with different genotype, and there existed heterosis in F_1 generation. Under normal culture condition, the root with wider vessels had higher L_{pr} and drought resistance; while under water deficit, there was a significantly negative correlation between the width of root vessel and the L_{pr} and drought resistance. Under both normal and deficient water supply, there was a negative correlation between the ratio of cortex to root diameter and the L_{pr} and drought resistance, suggesting that root cortex was the placement with the greatest resistance to the liquid water flow in plant.

Key words Water deficit, Maize, Hydraulic conductivity, Anatomic structure.

1 引 言

植物根系是土壤-植物-大气连续体 (SPAC) 中液态水分流动的最大阻力所在,也是研究植物水分运输最困难的部分^[13]. 研究表明,植物根系形态特征和解剖结构因植物种类和环境条件的不同而各异^[5,20],并因此而影响其水力学特征^[3,4,15].

根系解剖结构是研究根系水分运输的基础,阐明根系的水分运输机理需有详细的根系结构特征数据^[16,22]. 对于根系解剖结构与根系水流导度之间的关系,研究结果不尽相同. Naoko 等^[10]对水稻的研究表明,由于较高的质外体障碍(内皮层和外皮层凯氏带等)存在,根系水流导度较其它草本植物小; Zimmermann 等^[18]在有外皮层(下表皮有凯氏带)和无外皮层的玉米幼苗根系上研究水分吸收,发现外皮层的存在使得以静水压驱动根系水流导度降低

了 2.6 倍.然而, Sanderson^[14]在大麦上观察到有栓化内皮层的根区有大量的水分吸收.因此,有必要对根系吸水特性和根系解剖结构之间的关系进行深入研究.

目前,对于根系解剖结构和水力学特性之间关系的研究^[1,3,8,19]多集中于根系结构某一部分对水分吸收的影响,对于根系结构和水力学特性之间关系在遗传学方面的研究不多.本文以杂交种玉米 (*Zea mays* L.) F_1 代和其父母本为材料,在水分胁迫和正常供水条件下对其根系水流导度和解剖结构及其之间的关系进行研究,旨在为阐明玉米杂种优势机理提供依据.

* 国家自然科学基金项目 (30571127) 和中国科学院知识创新工程重要方向资助项目 (KZCX3-SW-444).

** 通讯联系人.

2005 - 01 - 13 收稿, 2005 - 05 - 23 接受.

2 材料与方法

2.1 实验材料

供试材料为黄土高原主栽品种户单四号(抗旱)及其父本 803(不抗旱)和母本天四(抗旱).材料由西北农林科技大学玉米研究所育种室提供.

玉米种子经 0.1 % 的 HgCl_2 溶液消毒 10 min,取出用自来反复冲洗,再用蒸馏水冲洗几遍,在蒸馏水中吸胀 6 h,然后放入蛭石与石英沙(V/V:2/3)混合培养介质中在 25 培养箱萌发,出苗约 3 d 后当种子根长至 5~6 cm 时,将苗移入高 20 cm、直径 18 cm 的塑料桶中培养(苗基部用脱脂棉裹住,桶上部用泡膜作支架),桶外部用双层黑塑料布遮光.每桶留苗 3 株,每处理设 6 个重复.起初在桶中装入蒸馏水,使植株适应生长 24 h 后换成营养液.营养液成分为:1/2 个 Hoagland 全营养液.两水分处理:无水分胁迫(CK)和用 -0.2 MPa PEG6000 模拟干旱胁迫(PEG stress).共计 6 个处理.

将塑料桶放入日产 KG206SHL-D 型人工气候室中培养,白天光照为 $250\sim300\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,光暗周期为 14:10 h,昼夜温度为 27/20 ,空气相对湿度(RH)为 60%~70%.每天用加氧泵向溶液中通气 3~4 次,每次 60 min,保证根系良好生长.每 48 h 换一次营养液.待幼苗长到 20 d 后测定(苗龄 23 d,处理 18 d),选取根系生长良好,颜色鲜白且未接触桶底的植株根系作为试验材料(通气适宜,生长良好的根系无论是主根还是侧根都幼嫩鲜白,活力强).

2.2 研究方法

2.2.1 根系水流导度测定 采用压力室(3005 型,美国产)法测定.单根水流导度的测定:采用双面刀片快速切取距根尖 10~12 cm 根段(剪去上面的根毛),在压力室内放入 12 cm 高、口径 5 cm 的有机玻璃杯,加入蒸馏水至杯口 5~8 cm,使杯口恰好与压力室盖接触.不将水加满是为了形成一个空气层,避免根系中水分沿外皮层向上运输,保证水分只从导管向上运输.将未浸入水中的根段用液体石蜡涂封(切口上不可涂封),然后每隔 0.2 MPa 加压一次,直加到 1.0 MPa,每个压力下等达到出流稳态后(大约 1 min)用 1.5 ml 塑料离心管放入吸水纸吸取汁液,吸水时间统一为 60 s,然后在万分之一天平上准确称量吸水前后吸水纸的重量,吸水前后吸水纸的重量差为 60 s 内通过测试根段的水流量(或体积).用测微尺测量每个根断口直径,根系入水长度为 70~80 mm,每个压力下根系吸水能力用单位时间内单位根表面积流入水量来表示,可根据下式计算:

$$L_{pr} = V \times S^{-1} \times P^{-1} \times t^{-1}$$

式中, L_{pr} 为根系水流导度($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$); V 是 t (秒)时间内通过测试根段的水流总体积(m^3); S 为测试根段的表面积(m^2); P 为达到出流稳态时的平衡压(即外界所加压力,MPa).一般用所加压力范围内单根水流量与压力差关系曲线的斜率来表示单根水流导度.

2.2.2 根系解剖结构测定 剪取生长良好、与测定根系水流

导度相同部位的侧根,在显微镜下剪取根毛区部分 0.5 cm,放入 FAA(70%乙醇 冰醋酸 福尔马林=90 5 5)液中固定.做常规石蜡切片,番红-固绿染色,切片厚度 10 μm ,中性树胶封片.用 Olympus JNOEC xs-212-201 在 20 倍下测量根系直径、根系导管直径、导管数目及皮层厚度.每个处理 6 个重复.

2.2.3 杂种优势计算 杂种优势以中亲优势表示^[21]:中亲优势(H)=(F_1 值-双亲平均值)/双亲平均值 $\times 100\%$.

以上所有数据均用 Excel 软件进行处理.

3 结果与分析

3.1 根系水流导度的变化

由图 1 可以看出,水分胁迫显著降低了不同玉米品种的单根水流导度,但是无论是水分胁迫下还是正常水分供应,3 个玉米品种的根系水流导度均是 F_1 (户单四号) $>$ 父本(803) $>$ 母本(天四),说明 F_1 代具有根系吸水上的杂种优势现象($H_{\text{对照}}=3.03\pm1.08$, $H_{\text{胁迫}}=1.85\pm0.52$).与正常水分供应相比,水分胁迫下,户单四号(F_1 代)、父本 803 和母本天四的根系水流导度分别降低 29%、19%和 17%,户单四号的下降幅度明显较两个父母本的大.

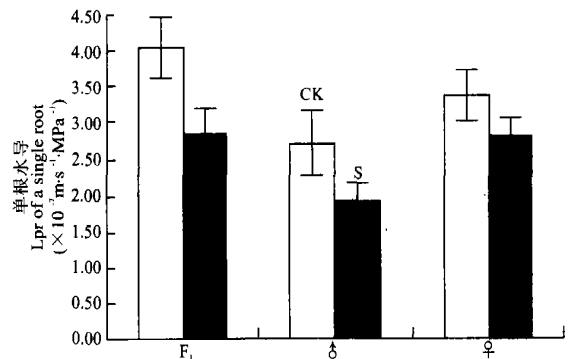


图 1 不同基因型玉米不同水分下单根水流导度的变化

Fig.1 Hydraulic conductivity of a single root of different genotypes under water stress.

6 个重复的平均值(SP) Each bar is the mean of 6 replicates with standard deviation(SD).下同 The same below.

3.2 根系水流导度和解剖结构的关系

根系结构的变化对植物水分的吸收有重要影响^[5,10,15,16].由图 2 可以看出,正常水分条件下,根系的皮层厚度变化不显著,母本天四的根系皮层厚度只是略低,但未达到显著水平;在水分胁迫条件下,根系皮层厚度均降低,与对照相比,户单四号(F_1)和母本天四皮层厚度降低明显,水分胁迫条件下根系皮层厚度为户单四号 $>$ 母本天四 $>$ 父本 803.综合根系水流导度可以看出,在正常水分条件下,根系水流导度和根系皮层厚度关系不明显,但是水分胁迫条件下,根系皮层厚度大,则根系水流导度

低;根系皮层厚度小,则根系水流导度相对大(图 1、2).这和 Rieger 等^[13]在其它物种上的研究结果相同.但是由于研究的根系直径不同,其差异可能是根系粗细的不同而产生的,因此单纯地利用根系皮层厚度进行比较得出的结果值得商榷.由图 2 可以看出,无论是在水分胁迫条件下还是正常水分供应,皮层占根系直径的比例大小均为 803 (父本) > 天四 (母本) > F₁ 代(户单四号),水分胁迫使皮层所占根系直径的比例增大,与根系水流导度联系起来可以看出,皮层占根系直径比例和根系水流导度的变化成倒数关系,即根系皮层占根系直径比例大,则根系水流导度就小;而根系皮层占根系直径比例小,根系水流导度就大.这种比较消除了根系直径不同对数据的影响,比单纯地用根系皮层数据更有可信度.

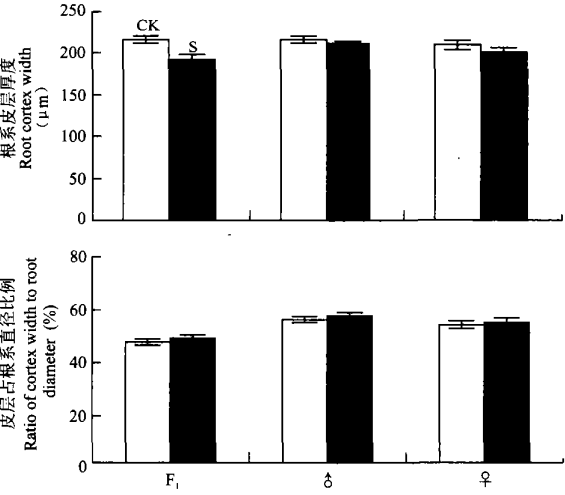


图 2 根系皮层厚度及其占根系直径的比例
Fig. 2 Cortex width of the maize root and ratio of cortex width to root diameter of maize.

对于根系导管直径的研究发现,其变化具有品种间差异性.由图 4 可以看出,水分胁迫使 F₁ (户单四号)和母本(天四)根系导管直径减小,但是父本(803)根系导管直径反而增加,3 个品种根系导管直径的大小顺序为父本 > F₁ 代 > 母本.正常水分条件下,3 个品种根系导管直径的大小顺序为母本 > F₁ 代 > 父本.综合根系水流导度(图 1)和根系导管直径(图 4)可以看出,在正常水分条件下,根系导管直径大,根系的水流导度较高;但是在胁迫条件下,根系导管直径小,根系水流导度较高.这可能是由于在正常水分条件下,土壤有充足的水分供应,大的导管有利于根系水分的传输.父本(803)在水分胁迫条件下根系导管增大,但是水流导度却降低,可能是由于根系在水分胁迫下,土壤供应的水分减少,从而使根系木质部导管产生气泡形成栓塞^[10],引起根系水流

导度的降低.

根系直径(图 3)的研究表明,水分胁迫使根系直径降低,但是无论是在水分胁迫下还是正常的水分条件,根系直径均为 F₁ 代最大,父本(803)和母本(天四)的根系直径之间变化不大.同时,户单四号(F₁ 代)的根系直径在水分胁迫下减小的最大.这可能是由于水分胁迫使根系导管直径减小的结果.

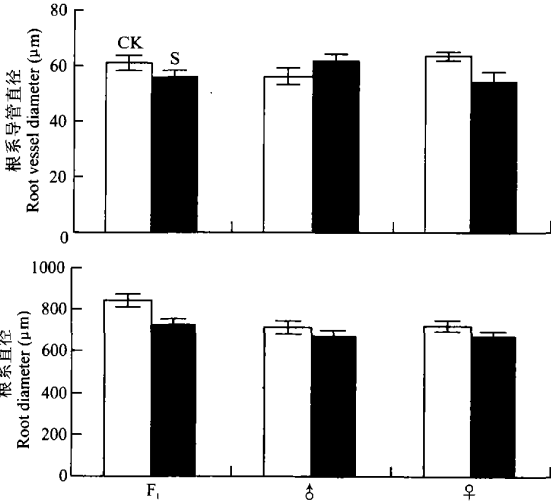


图 3 根系导管直径和根系直径
Fig. 3 Vessel diameter of maize root and diameter of maize root.

4 讨 论

4.1 玉米根系水流导度的品种间差异

对 3 个玉米品种(F₁ 代,父本和母本)单根水流导度的研究表明,无论是在水分胁迫下还是正常水分供应,3 个玉米品种间都存在根系水流导度的差异.这种种间根系水流导度的差异和品种的抗旱性有关,即抗旱性强的 F₁ 代和母本在两种水分条件下根系的水流导度都高于不抗旱的父本.显然, F₁ (户单四号)具有根系水流导度上的杂种优势现象,这与慕子新^[9]在整根水平上对这 3 个品种研究的结果一致.表明通过遗传学改良提高根系的水流导度,从而培育出耐干旱的优良品种是完全可能的^[23].

4.2 水分胁迫对不同玉米品种解剖结构的影响

本研究表明,根系解剖结构在正常水分条件和胁迫条件下具有品种间差异.从根系导管直径的变化可以看出,较抗旱的母本(天四)和户单四号均响应水分胁迫,根系导管直径降低,有利于根系在水分胁迫条件下对土壤中少量水分的缓慢消耗,以便留供花期等敏感期使用并从而提高作物产量和水分利用效率^[7].但是父本(803)根系导管直径反而增加,可能是由于土壤中水分的缺乏.但是根系导管直径

反而增大,从而使根系木质部导管中水柱断裂,产生气泡,形成栓塞,极大地降低了根系的轴向水流导度^[23],降低根系的单根水流导度(图 1)。

比较 3 个玉米品种的根系直径可以看出,杂交种 F_1 代明显较父母本的根系直径大,这可能是杂交势优效应的结果。同时根系的良好发育是 F_1 代抗旱性较强的原因之一。由图 2 可以看出,3 个玉米品种根系的皮层厚度在正常水分条件下差别不大,但是在水分胁迫条件下,抗旱的杂交种 F_1 根系皮层直径最小,不抗旱的父本 803 根系皮层厚度最大,较抗旱的母本天四介于二者之间。进一步地比较根系皮层占根系直径的比例可以看出,无论是在正常水分条件还是胁迫条件下,根系皮层厚度占根系直径比例与植物抗旱性成负相关。这可能是由于根系在传输水分的过程中,皮层部分对根系水分运输有一定的阻碍效应,因此根系皮层薄则对水分传输的阻力较小。

4.3 根系水流导度和根系解剖结构的关系

杂种优势是生物界的一种普遍现象,在许多农作物上广泛利用并取得了显著的增产效果,因而已引起许多生物学家对杂种优势的机理及其预测的兴趣^[2,6,17]。综合 3 个品种根系水流导度和解剖结果可以看出,品种间单根水流导度的差异具有杂种优势现象,同时和根系的解剖结构有关,其中皮层对根系水流导度的影响较大。皮层在根系中的比重大,即皮层较厚,则根系的导水能力就小,皮层在根系中的比重较小,则根系的导水能力就高。Newman^[11]对 5 个不同的草本植物研究认为,根系的水流导度和根系的直径没有关系,所以根系内部的水流阻力主要存在于根系的内皮层。Rieger 等^[13]的研究表明,根系的水流导度和根系直径以及根系的皮层厚度有关,本研究与之相同。这说明根系的阻力不仅存在于一层细胞上,水流到根系木质部导管的距离越长,则水流导度越小,反之亦然。由于细胞壁对根系有较强的水流阻力^[12],无论是共质体途径、跨细胞途径还是质外体途径的水流,皮层对其水流的阻力都相当显著。所以和根系其它部分相比,根系皮层厚度对根系的水流导度影响更大。

Rieger 等^[13]认为皮层厚度和根系水流导度成反比关系,而我们是皮层占根系直径的比例说明,结果似乎不同。但是 Rieger 研究的不同种植物的根系直径相差不大,所以根系直径对比较结果的影响相对较小;本研究的玉米根系直径之间的差异比较

显著,所以直接对皮层厚度和根系水流导度进行比较会有根系直径在内的误差。通过比值的方法可以消除根系直径不同对最终结果的影响,得出的数据更科学。

参考文献

- Brar GS, McMichael BI, Taylor HM. 1990. Hydraulic conductivity of cotton roots as influenced by plant age and rooting medium. *Agron J*, **82**: 264 ~ 266
- Dudley JW, Saghai MA, Rufener GK. 1991. Molecular markers and grouping of parents in maize breeding progeny. *Crop Sci*, **31**: 718 ~ 723
- Frensch J, Hsiao TC, Steudle E. 1996. Water and solute transport along developing maize roots. *Planta*, **198**: 348 ~ 355
- Guo A-H (郭安红), Li Z-X (李召祥), Liu G-S (刘庚山). 2004. Mechanism of stomatal regulation by root sourced signaling and its agricultural significance. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **15** (6): 1095 ~ 1099 (in Chinese)
- Kramer PJ, Boyer JS. 1995. Water Relations of Plants and Soil. Orlando: Academic Press.
- Liang K-J (梁康廷). 1999. Interactive effect of genotype and environmental on heterosis of panicle of rice. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **10** (6): 683 ~ 688 (in Chinese)
- Li L-H (李鲁华), Li S-Q (李世清). 2001. Review of the relationship between wheat roots and water stress. *Acta Bot Boreal-Occident Sin (西北植物学报)*, **21** (1): 1 ~ 7 (in Chinese)
- Melchior W, Steudle E. 1993. Water transport in onion (*Allium cepa* L.) root. *Plant Physiol*, **101**: 1305 ~ 1315
- Mu Z-X (慕子新), Zhang S-Q (张岁岐). 2003. Effect of nitrogen and phosphorus deficiency on maize root hydraulic conductivity. *Plant Physiol Molecular Biol (植物生理与分子生物学报)*, **29** (1): 45 ~ 51 (in Chinese)
- Naoko Miyaamoto, Steudle E, Hirasawa T, et al. 2001. Hydraulic conductivity of rice roots. *J Exp Bot*, **52** (362): 1835 ~ 1846
- Newman EI. 1973. Permeability to water of the roots of five herbaceous species. *New Phytol*, **72**: 547 ~ 555
- Person CA, Steudle E. 1993. Lateral hydraulic conductivity of early metaxylem vessels in *Zea mays* L. roots. *Planta*, **189**: 288 ~ 297
- Rieger M, Paula L. 1999. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy. *J Exp Bot*, **50**: 201 ~ 209
- Sanderson J. 1983. Water uptake by different regions of the barley root. Pathways of radial flow in relation to the development of the endodermis. *J Exp Bot*, **34**: 240 ~ 253
- Steudle E. 2000a. Water uptakes by roots: Effects of water deficit. *J Exp Bot*, **51** (special issue): 1531 ~ 1542
- Steudle E, Peterson CA. 1998. How does water get through roots? *J Exp Bot*, **322**: 775 ~ 788
- Stuber CW, Lincoln SE, Wolff DW, et al. 1992. Identification of genetic factors contributing to *Heterosis* in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, **132**: 823 ~ 839
- Zimmermann HM, Steudle E. 1998. Apoplastic transport across young maize roots: Effect of the exodermis. *Planta*, **206**: 7 ~ 19
- Tyree MT, Yang S. 1992. Hydraulic conductivity recovery versus water pressure in xylem of *Acer saccharum*. *Plant Physiol*, **100**: 669 ~ 676
- Weatherley PE. 1982. Water uptake and flow into roots. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, eds. *Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol. 12B. Berlin: Springer Verlag. 79 ~ 109
- Wu M-S (吴敏生), Dai J-R (戴景瑞). 2000. Use of AFLP marker to predict the hybrid yield and yield *Heterosis* in maize. *Acta Bot Sin (植物学报)*, **42** (6): 600 ~ 604 (in Chinese)
- Xu K (徐坤), Zou Q (邹奇), Zhao Y (赵燕). 2003. Effects of soil water stress and shading on growth characteristics of ginger. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **14** (10): 1645 ~ 1648 (in Chinese)
- Zhang S-Q (张岁岐), Shan L (山仑). 2001. Research progress on water uptake in plant roots. *Chin J Appl Environ Biol (应用与环境生物学报)*, **7** (4): 396 ~ 402 (in Chinese)

作者简介 王周锋,男,1979年生,硕士。主要从事植物水分生理研究。Tel:13991144128;E-mail:wangzf1979@163.com