

干旱胁迫下磷营养对不同作物苗期根系导水率的影响

沈玉芳^{1,2} 曲东² 王保莉³ 张兴昌^{1,2,* y}

(¹ 中国科学院水利部水土保持研究所, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点开放实验室, 陕西杨凌 712100; ² 西北农林科技大学资源环境学院, 陕西杨凌 712100; ³ 西北农林科技大学生命科学学院, 陕西杨凌 712100)

摘要: 通过控制灌水量(正常供水、中度及重度干旱胁迫)的盆栽试验, 采用压力室法测定了玉米、小麦和大麦苗期的根系导水率变化, 研究在磷素控制下, 旱后复水过程中根系导水率恢复能力。结果表明, 不同水分状况下, 根系的导水率无磷处理明显小于有磷处理, 且随干旱程度的加重下降加剧; 复水过程中, 前者的恢复能力显著弱于后者, 表明磷营养对增强作物对干旱胁迫的适应性及提高恢复能力具有非常重要的作用。干旱和磷胁迫对不同作物及不同品种苗期根系导水率的影响有所区别, 小麦和大麦在正常供水情况下的导水率相对较高, 而且有磷与无磷处理间的差异非常显著。抗旱品种陕合 6 号具有较高的导水率和复水后较强的恢复能力; 而水分敏感型品种郑引 1 号, 干旱导致根系导水率下降显著, 复水后恢复能力也较弱。

关键词: 磷营养; 干旱胁迫; 根系导水率

中图分类号: Q945

Effects of Phosphorus on Root Hydraulic Conductivity of Crops under Drought Stress

SHEN YuFang^{1,2}, QU Dong², WANG BaoLi³, ZHANG XingChang^{1,2,*}

(¹ State Key Laboratory of Soil Erosion and Dry Land on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resource, Yangling 712100, Shaanxi; ² College of Resource and Environment, Northwest Sci Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling 712100, Shaanxi; ³ College of Life Science, Northwest Sci Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract: Under different phosphorus levels (+ P and - P), the pot experiments were carried out to study the variation of root hydraulic conductivity (L_{p_r}) of corn, wheat and barley seedlings treated with different irrigation (normal water supply, medium drought stress, heavy drought stress), and the recovery ability of L_{p_r} during the course of water re-supplies in the pressure chamber. The results showed that under different water regime, the L_{p_r} of - P was always lower than that of + P treatment, and the former decreased more sharply than the latter with the strengthening of drought. The L_{p_r} recovery ability of the former was obviously lower than the latter during the course of water re-supplies, and it indicated that phosphorus took a very important role on improving the adaptability to drought and L_{p_r} recovery ability of crops. The influence of drought stress and phosphorus stress to L_{p_r} of different crops and cultivars was different. Wheat and barley had higher L_{p_r} under normal water supply, and the differentiation was great between the treatments of + P and - P. To the drought-resistant cultivar Shanhe 6, pre-stressed seedlings had higher L_{p_r} and stronger L_{p_r} recovery ability after water re-supplies; but to water-sensitive cultivar Zhengyin 1, the L_{p_r} decreased largely under drought stress, and L_{p_r} recovery ability was weak after water re-supplies.

Key words: Phosphorus nutrient; Drought stress; L_{p_r}

干旱和养分不足是限制农牧交错带植被恢复的主要因素, 寻求耐旱和抗旱的植被结构就成为干旱

y 基金项目: 国家重点基础研究发展规划课题(G2000018605)、国家自然科学基金(40171063、40371076)国家自然科学基金重大研究计划(90102012)。

作者简介: 沈玉芳(1975-), 在读博士, 主要从事作物水分传输机理研究。* 通讯作者: 张兴昌(1965-), 研究员, 博士。Tel: 029 87011704, E-mail: zhangxc@msl.iswcl.ac.cn

Received(收稿日期): 2003211217, Accepted(接受日期): 2004022201

区植被恢复的关键。近年来,土壤根系水分传输动力学研究试图从土壤-植物-大气连续体(SPAC)理论方面来解决植物根系的导水特性^[1-3]。因此,研究植物根系的水分传输能力,对进一步揭示作物对干旱胁迫的响应机理具有重要的理论和实践意义^[4,5]。

导水率(L_p)表示根系运输传导水分的能力,它的高低直接影响根系吸收水分的多少,是根系感受土壤水分变化的最直接生理指标之一^[6-8]。邵明安^[3]在Nolz模式的基础上,提出了宏观的根系吸水模型,该模型可较好地模拟土)根系统水分传输。由于根系导水率不仅受土壤水肥及土壤质地的影响,而且也受植物蒸腾速率的影响,因此,采用土壤盆栽试验法,研究水分胁迫条件下,磷营养对不同作物苗期根系导水率的影响,以期探讨磷素营养对不同作物生理抗旱性的调节机理,为黄土高原植被恢复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试作物为玉米(*Zea mays* L1, 陕单 911, 高水肥型)、大麦(*Hordeum vulgare* L1, 西引 2 号)和小麦(*Triticum aestivum* L1, 用 W1 表示抗旱品种陕合 6 号, W2 表示水分敏感型品种郑引 1 号)。供试土壤采自西北农林科技大学农作一站大田收获后的耕层土壤(0~20 cm),土壤类型为肥熟土垫旱耕人为土。土壤有机质、全氮及全磷(P_2O_5)含量分别为 131.7 g/kg、0.182 g/kg 和 11.61 g/kg, 碱解氮、速效磷、速效钾分别是 58.14 mg/kg、8.19 mg/kg 和 178 mg/kg。

1.2 试验设计和方法

为了得到无磷的土壤环境,采用掺入无磷石英砂的方法,即称取风干土样(<1 mm) 0.11 kg 和风干细砂(<1 mm) 0.11 kg,土砂混匀后装入 7 cm(直径)@10 cm(高)的塑料杯中。用环刀法测定样品(土+砂)的最大毛管持水量为 30.4%。试验设置 2 个施肥处理:(1)有磷处理(用+P表示),按正常 N、P、K 比例(N:P:K₂O 为 0.12:0.015:0.13),干土施肥;(2)无磷处理(用-P表示),即 N、K 肥量按以上比例供给,不施磷肥。水分控制分 3 个等级,正常供水(含水量 22.8%,为最大毛管持水量的 75%,用 H 表示)、中度干旱(含水量 15.1%,为最大毛管持水量的 50%,用 M 表示)和重度干旱处理(用 D 表示)。其中玉米和大麦试验含水量 10.16%,为最大毛管持水

量的 35%;小麦试验含水量 9.11%,为最大毛管持水量的 30%)。每处理设 3 个重复。

精选种子用有效氯为 5% 的 NaClO 溶液浸泡消毒 10 min,用清水反复冲洗,在去离子水中吸胀 24 h 后,均匀摆在湿润的大培养皿中,置 30℃ 培养箱萌发。选择发芽一致的种子植入土培杯中,保持充足的土壤水分,置培养架上生长,每天采用称重法控制土壤水分供应量。当幼苗生长至 3 叶 1 心时开始进行水分控制(采用渐进干旱)。在达到水分控制标准后的 72 h(干旱胁迫时)开始采样测定。各处理植株,根系水流速率按文献报道的方法测定^[9,10]。剪去幼苗地上部分后,将整个根系放入压力室(杯中土壤已饱和),密封,缓慢加压至 0.15 MPa 或 0.18 MPa,然后采用降压法,用 EP 管分别收集 0.151~0.11 MPa 或 0.18~0.14 MPa 时流出的汁液,每个压力下至少重复 5 次,每次收集 1 min,然后称量 EP 管吸水前后的重量以及根鲜重(g),计算水流速率,求出根系导水率 L_p (用平均值作结果分析)。根系导水率由测定水流速率与压力差相关曲线的斜率来确定,即 $L_p = J_v / \Delta P$,其中 J_v 为切口木质部静水压力引起的水流速率, ΔP 为根表与根木质部水势差(即试验中所加的静水压力)。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对玉米根系导水率的影响

Maggio 等^[11]认为根系导水率可用根系水流速率和根表与根木质部间水势差的关系表示。利用压力室可增加根表与根木质部间的压差,促使水分在根中流动。由于磷胁迫对根系生长的影响,必然导

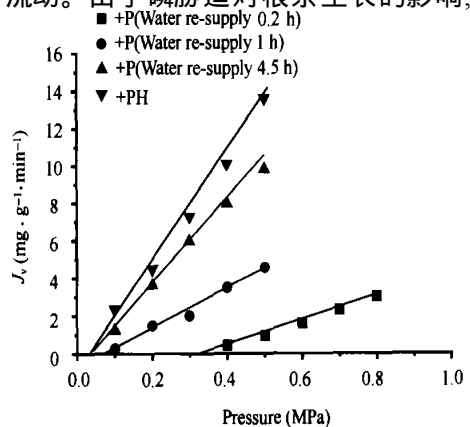


图1 有磷处理不同复水时间流速与压差的关系
Fig. 1 The changes of relationship between ΔP and J_v with the time after water re-supplies in + P D

致根系水流速率的差异。由图1和图2看出,水流流速(J_v)与一定范围内的静水压力有较好的线性关系,且有磷处理显著大于无磷处理。在重度干旱处理(D)中,玉米幼苗复水时间对水流速率有显著的影响。随复水时间的增加,使得水流速率-压力直线的压力轴截距逐渐向左移动。有磷处理的玉米根系具有较强的恢复能力,其压力轴截距的左移较快,复水1h后的截距已左移至接近正常供水处理,而无磷处理的复水时间却需要41.5h左右。

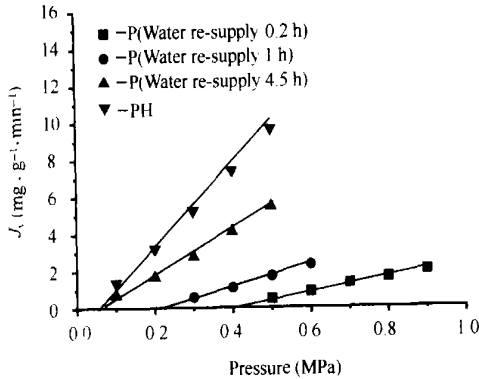


图2 无磷处理不同复水时间流速与压差的关系
Fig. 2 The changes of relationship between J_v and J_v with the time after water re-supplies in - PD + (-)P: with(without) phosphorus; D: drought stress. The same below

图3表示不同水分环境下有磷和无磷处理,根系导水率随复水时间的变化过程。用+PH、+PM、+PD分别表示有磷正常供水、有磷中度干旱和有磷重度干旱处理;用-PH、-PM、-PD分别表示无磷正常供水、无磷中度干旱和无磷重度干旱处理。由图可见,干旱可大大降低根系的导水率,有磷重度干旱处理仅为有磷正常供水的24%左右。复水后无论有磷或无磷处理的根系导水率都可恢复到相应的正常供水对照的水平,但复水时间有所不同,中度干旱处理在复水后短时间可迅速恢复。磷胁迫对玉米根系的导水率影响相对较弱,无磷正常供水为有磷正常供水的75%左右。从整个处理比较而言,无磷重度干旱处理对玉米根系影响最为严重,导水率降为有磷正常供水的14%左右。

2.1.2 干旱胁迫对大麦根系导水率的影响

不同干旱水平下,有磷与无磷处理的大麦根系导水率随复水时间的变化由图4所示。随干旱胁迫程度的增加,大麦幼苗根系导水率下降非常剧烈。对有磷处理而言,中度干旱胁迫(M)可使其导水率降低到正常供水处理的30%左右,重度干旱处理

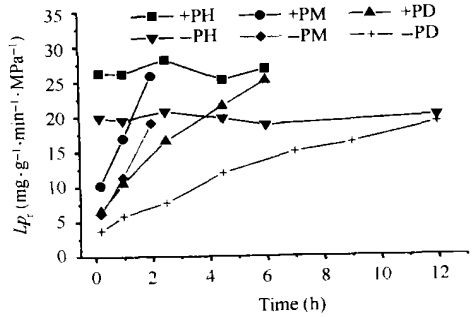


图3 玉米根系干旱复水后 L_{pr} 的变化
Fig. 3 Hydraulic conductivity (L_{pr}) variation with the time after irrigation in corn roots under drought stress

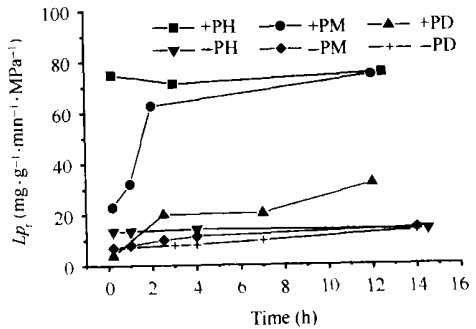


图4 大麦根系干旱复水后 L_{pr} 的变化
Fig. 4 Hydraulic conductivity (L_{pr}) variation with the time after irrigation in barley roots under drought stress

(D)则仅为8%左右。干旱复水后,中度干旱胁迫处理可在2h后恢复到接近正常供水处理的水平,而强烈干旱则在复水12h内仍低于正常供水处理的40%,说明大麦根系对干旱十分敏感。与有磷处理相比较,正常供水时无磷处理的根系导水率仅是有磷处理的20%,表明大麦根系对磷营养胁迫亦十分敏感。这一结果与Karmoker^[8]的疏胁迫试验非常相似。无磷重度干旱处理的根系导水率下降最剧烈,复水后恢复相对比较缓慢,但14h后可以达到正常供水处理的水平。

2.1.3 干旱胁迫下不同磷水平及小麦品种间根系导水率的差异

有磷和无磷处理下,以正常供水处理为对照,陕合6号(W1)和郑引1号(W2)2个小麦品种在中度干旱胁迫(M)72h后不同复水时间的导水率变化分别由图5和图6表示。总体上看,有磷处理的导水率显著高于无磷处理,后者仅为前者的30%~50%,表明小麦对磷营养也非常敏感,但陕合6号对

磷营养的敏感性较强, 缺磷时导水率下降较明显。由导水率变化比较, 两小麦品种间有非常明显的差异, 其中, 陕合 6 号为抗旱型品种, 旱后复水时的恢复能力强, 而郑引 1 号为水分敏感型品种, 中度干旱胁迫 72 h 已对其根系的导水能力有较大的伤害, 且在短时间内难以恢复。

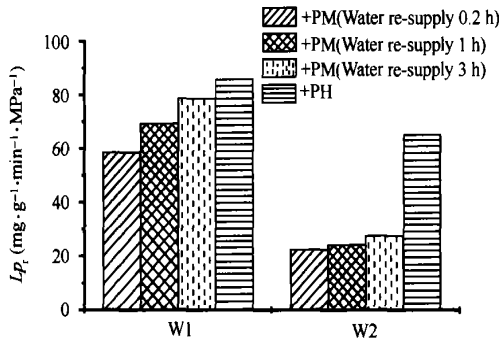


图 5 有磷处理两小麦品种导水率与复水时间的关系
Fig. 5 Relationship between hydraulic conductivity (L_{p_r}) and time after irrigation in wheat roots (W1 and W2) under drought stress

号对重度干旱的响应也有很大的差异。对抗旱品种陕合 6 号而言, 自身的生理抗旱性调节可抵御干旱对根系的木质化或栓质化的影响, 导水率仍是有磷正常供水的 4411%; 而对水分敏感型品种郑引 1 号, 仅为有磷正常供水的 3198%。比较同一小麦品种各处理之间的差异, 发现在水分胁迫和磷胁迫共同作用下, 根系导水率下降最为突出, 陕合 6 号为有磷正常供水的 7191%, 而郑引 1 号低至难以检测。

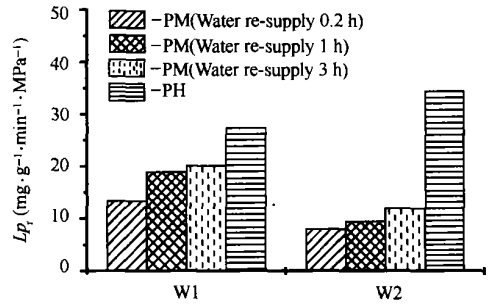


图 6 无磷处理两小麦品种导水率与复水时间的关系
Fig. 6 Relationship between hydraulic conductivity (L_{p_r}) and time after irrigation in wheat roots (W1 and W2) under no phosphorus treatment

不同水分胁迫下有磷和无磷处理两小麦品种根系导水率变化值见表 1。可看出, 陕合 6 号和郑引 1

表 1 两小麦品种不同处理下根系导水率变化

Table 1 Hydraulic conductivity (L_{p_r}) cultivars of wheat roots (W1 and W2) under different treatments

品种 Cultivar	导水率 Hydraulic conductivity ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$)					
	+ PH	+ PM	+ PD	- PH	- PM	- PD
陕合 6 号	851.78	581.71	371.79	271.45	131.49	61.782
Shaanhe 6	100%	68.4%	44.1%	32.10%	15.17%	7.191%
郑引 1 号	651.15	221.62	21.591	341.52	81.104	ND(无法测定)
Zhengyin 1	100%	34.7%	3.98%	53.10%	12.4%	ND(无法测定)

3 讨论

根系的水分运输动力学方程也可表示为 $J_v = L_{p_r} [R(P_0 - P_x) + (P_0 - P_x)]$, 其中 R 为相关系数, P_0 为根表溶质势, P_x 为根系木质部的溶质势, P_0 为土壤压力势 (即压力室所加静水压力), P_x 为叶水势, $P_x = 0$ (因为幼苗已截去地上部分)。因此当 $J_v = 0$ 时, 压力轴截距值越大, 所加的静水压力 P_0 越大, 说明原干旱条件下根表与木质部之间溶质势差越大, 根系吸取水分的能力越弱。随着干旱胁迫的加剧, 将导致压力轴截距值增大, 而随复水时间的增加压力轴截距值逐渐减小。当磷营养供给时, 可有效地减小压力轴截距值, 增加根系的导水能力, 起到调节和提高作物对干旱环境适应的能力。

要途径^[12,13]。但对大麦的实验却发现共质体途径和胞间途径 (细胞到细胞) 是水分径向流的主要途径, 水分经共质体或穿膜到达中柱^[14]。所以, 干旱胁迫条件下根系吸水能力的改变是以细胞到细胞途径或质外体途径为主的两种途径共同作用的结果。Carvajal^[15] 等认为营养亏缺 (缺氮或缺磷) 条件下, 生长的小麦主要通过降低汞敏感的水通道蛋白的活性或含量来降低其根质膜上的导水能力, 所以, 磷对作物生理抗旱性的促进作用也表现在改善根质膜上的水通道蛋白的活性或含量。对照水培试验结果^[9], 笔者认为在本实验中, 缺磷植株的导水率极低, 可能是磷的缺乏减少了水通道蛋白的表达量或降低了水通道蛋白的活性。

由不同作物苗期根系导水率变化比较看出, 干旱胁迫的影响大于磷胁迫的影响; 磷胁迫对小麦和大麦根系导水率的影响大于对玉米根系导水率的影

传统观点认为, 质外体途径是水分径向流的主

响;根系导水率在复水过程中的恢复能力总是有磷优于无磷处理,表明磷营养对作物根系导水率恢复具有非常重要的促进作用。从小麦品种比较来看,抗旱品种具有强的膨压维持能力,对胁迫具有不敏感的特性,在水分胁迫条件下,导水率下降较慢,且复水后恢复较迅速,有利于根系细胞的正常生长活动,从而提高植株的抗旱水平。

References

- [1] Shao M A (邵明安), Yang W Z (杨文治), Li Y S (李玉山) | Mathematical model of soil moisture absorption by plant roots | *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 1987, 24(4): 295-305 (in Chinese with English abstract)
- [2] Shao M A (邵明安) | A simplified model of soil moisture extraction by plant roots | *Journal of Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources* (中国科学院水利部水土保持研究所集刊), 1991, 6: 13-22 (in Chinese with English abstract)
- [3] Shao M A (邵明安), Simmonds L P | Hydraulic capacitances in the soil plant system | *J Hydr Engin* (水利学报), 1992, 6: 1-8 (in Chinese with English abstract)
- [4] North G B, Nobel P S | Changes in hydraulic conductivity and anatomy caused by drying and rewetting roots of *Agave deserti* (Agavaceae) | *Am J Bot*, 1991, 78(7): 906-915
- [5] Dubrovsky J G, North G B, Nobel P S | Root growth, developmental changes in the apex, and hydraulic conductivity for *Opuntia ficus-indica* during drought | *New Phytol*, 1998, 138: 75-82
- [6] Clarkson D T, Carvajal M, Henzer T | Root hydraulic conductance: diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress | *J Exp Bot*, 2000, 51: 61-70
- [7] Coleman M D, Bledsoe C S, Smit B A | Root hydraulic conductivity and xylem sap levels of zeatin riboside and abscisic acid in ectomycorrhizal Douglas fir seedlings | *New Phytol*, 1990, 115: 275-284
- [8] Lo Gullo M A, Nardini A, Salleo S | Changes in root hydraulic conductance of *Olea oleaster* seedlings following drought stress and irrigation | *New Phytol*, 1998, 140: 25-31
- [9] Shen Y F (沈玉芳), Wang B L (王保莉), Qu D (曲东) | Effects of phosphorus on root hydraulic conductivity of corn under water stress | *Journal of Northwest State University of Agriculture and Forestry* (西北农林科技大学学报), 2002, 30(5): 11-15 (in Chinese with English abstract)
- [10] Liu W G (刘晚苟), Shan L (山仑), Deng X P (邓西平) | Probe the method of measuring root system hydraulic conductivity using pressure chamber | *Acta Botanica Boreo-Occidentalia* (西北植物学报), 2001, 21(4): 761-765 (in Chinese with English abstract)
- [11] Maggio A, Joly R | Effect of mercuric chloride on the hydraulic conductivity of tomato root system | *Plant Physiology*, 1995, 109: 331-335
- [12] Peterson C A, Emanuel M E, Humphreys G B | Pathway of movement of apoplastic fluorescent dye traces through the endodermis at the site of secondary root formation in corn and broad bean | *Can J Bot*, 1981, 59: 618-625
- [13] Hanson P J, Sicoff E I, Markhart A H | Quantifying apoplastic flux through red pine root systems using trisodium, ^3H -hydroxy-2,5,8,10-pyrenetrisulfonate | *Plant Physiol*, 1985, 77: 21-24
- [14] Steudle E, Jeschke W D | Water transport in barley roots | *Planta*, 1983, 158: 237-248
- [15] Carvajal M, Cook D T, Clarkson D T | Responses of wheat plants to nutrient deprivation may involve the regulation of water channel function | *Planta*, 1996, 199: 372-381