

玉米整株根系水导与其表型抗旱性的关系

慕自新^{1,3} 张岁岐^{1,2,3,*} 梁爱华¹ 梁宗锁^{1,2,y}

(¹ 西北农林科技大学; ² 中国科学院水利部水土保持研究所; ³ 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100)

摘要: 以一组遗传背景清楚、表型性状已知的玉米遗传材料杂交种户单 4 号(F_1 代)及其双亲(♂, ♀)为供试材料, 用 PEG6000 模拟干旱胁迫($W_c = -0.12$ MPa), 在室内溶液培养条件下研究了玉米整株根系水导($L_{p_{wr}}$)与其表型抗旱性间的关系。结果表明, 玉米整株根系水导与其品种抗旱性间具有显著的正相关($P < 0.05$)。在干旱胁迫下, 玉米叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、叶水势均随着整株根系水导的增加而直线增加。品种间相比, 表型抗旱的杂交种户单 4 号(F_1 代)整株根系水导最高, 不抗旱的父本最小, 同样抗旱的母本介于二者之间。叶片气体交换参数测定表明, 水分胁迫下母本的气孔导度(C_s)和蒸腾速率(T_r)显著高于 F_1 代和父本。所以尽管母本的渗透势下降最多, 可以通过维持较高的吸水和较强的渗透调节能力而抵御干旱, 但由于其高的气孔导度(即节流能力差)而使植株水分状况最差(低的叶水势), 属于耐旱但低产型(叶片光合速率显著低于其他两个品种)。相反, F_1 代由于高的整株根系水导和低的气孔导度, 属于抗旱丰产型, 在水分利用上具/开源节流优势, 其光合速率(P_n)和水分利用效率在正常水分和水分胁迫处理下, 均高于父母本。

关键词: 玉米; 整株根系水导; 表型抗旱

中图分类号: S513

Relationship between Maize Root Hydraulic Conductivity and Drought Resistance

MU ZiXin^{1,3}, ZHANG Su2Qi^{1,2,3,*}, LIANG Ai2Hua¹, LIANG Zong2Suo^{1,2}

(¹ Northwest Sci2Tech University of Agriculture and Forestry; ² Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources; ³ State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract: Solution culture method was used to study the relationship between maize whole root hydraulic conductivity ($L_{p_{wr}}$) and drought resistance. The results indicated that for all the three maize genotypes, there was a significant positive correlation between $L_{p_{wr}}$ and leaf W_c , P_n , T_r and C_s , which meant with the increase of $L_{p_{wr}}$, the leaf parameters also increased, as a result, the plant water status was improved. Under both normal water supply and water stress by -0.12 MPa PEG, F_1 had a higher $L_{p_{wr}}$, so that F_1 could maintain capacity of continually absorbing water from dry soil under water deficiency condition. At the same time, F_1 had a lower C_s compared with other two genotypes, and could effectively reduce water transpiration under water deficiency. This capacity of exploring new source and blocking transpiration flow in water use maybe accounted for the F_1 's higher drought resistance (respected by its significant higher P_n and WUE). However, under water deficiency, the female parent had a lower W_c and higher osmotic adjustment ability than the two genotypes, resulting in its drought resistance.

Key words: Maize; Whole root hydraulic conductivity ($L_{p_{wr}}$); Drought resistance

植物水分关系研究是整体植物抗旱性研究的基础。植物体的水分处于吸水和失水的动态平衡之中^[1], 在蒸腾需求和土壤含水量相同的条件下, 地上部的的水分状况主要与水分在土壤-植物-大气连续体

(SPAC 系统) 中运输所遇到的阻力有关。通常情况下, 水流在木质部汁液中所遇到的阻力很小, 而水分运输所遇到的阻力主要集中在通过根系进入植物体和从气孔逸出植物体方面, 前者是液态水进入植物

y 基金项目: 国家重点基础研究专项经费(G1999011708)和国家自然科学基金项目(30170559)资助。

作者简介: 慕自新(1972-), 男, 在读博士, 主要从事节水农业的生物学基础与植物整体抗旱性研究。* 通讯作者: 张岁岐。Tel: 029 7019049; E-mail: sqzhang@msl.iswcl.ac.cn

Received (收稿日期): 2003-02-16, Accepted (接受日期): 2004-02-20

体所遇到的最大阻力,后者是气态水逸出植物体所遇到的最大阻力^[2]。由于已经发现了无效蒸腾或蒸腾冗余的存在,即相对于其正常生理功能来说,一部分蒸腾是浪费的,因此长期以来植物水分关系的研究主要集中在气孔对水分状况的调节方面,即在节流方面。但气孔又是光合底物 CO₂ 进入叶肉细胞的门户,所以节流的潜力有限。这提醒人们必须从开源入手,因为即使在干旱季节大多数地区的土壤潜在含水量足以满足植物尤其是栽培作物对水分的需要,只是由于作物生活力的降低,对水分的吸收和利用减少而已^[3-5]。

近年来,随着根源信号物质及其对气孔调节作用的发现,根系在作物抗旱性中的作用愈来愈受到重视^[6]。现在已经证明,根系不但调节水分的吸收,而且通过释放干旱信号于气孔进而调节水分的散失。并发现在感知土壤干旱信号后,根系水力学特性(这里主要指根系水力学导度,简称根系水导)的变化是第一时间的,然后才发生地上部一系列的后续反应以及根系自身代谢活性和发育状况(根系形态结构)的变化^[7,8]。慕自新(2003)等证明了相对于根细胞和单根水导,整株根系水导由于综合了根系形态结构、代谢活性以及根细胞原生质膜上水通道蛋白的特性,因此能更好地反映整体植物的透水输水性能^[9]。基于根系形态学特征与其整体抗旱性间的关系已经积累了一定的资料^[10,11],但根系水力学特性与其表型抗旱性间的研究还相对薄弱,而缺水环境下根系维持高的吸水和导水性能无疑对作物的生存以及维持一定的生产力具有重要意义,因此本研究选用遗传背景清楚,表型性状差异显著的一组玉米材料为对象,研究植物整株根系水导与其表型抗旱性间的关系,有望从根系水力学特征方面对抗旱品种的选育提供理论参考。

1 材料与方法

111 植物材料

黄土高原主栽玉米杂交种户单4号(F₁代,抗旱)及其父本478(不抗旱)、母本天四(a,抗旱),均由陕西省农业科学院作物所玉米育种研究室提供。

112 玉米培养

玉米种子经0.12%的HgCl₂溶液消毒20 min,用蒸馏水冲洗数次,然后放入蛭石与石英砂(VPVB2P3)混合培养介质,在25 e培养箱中萌发,大约出苗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(苗基部用脱脂棉裹住,桶上部用塑料泡膜作支架),塑料桶外部用双层黑塑料布遮光。每桶2株,每处理设6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。营养液为IP2 Hoagland全营养液。设无水分胁迫(CK)和用-0.12 MPa PEG26000模拟干旱胁迫(PEG stress)2种条件,3个供试品种,共6个处理。

将塑料桶放入日本产KG2206SHL2D型人工气候室,白天光照为250~300 Lmol photons#m⁻²#s⁻¹,光暗周期为14P10 h,昼夜温度为27/20 e,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1次营养液。

待幼苗长到15 d后测定(苗龄18 d,处理14 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)。

113 整株根系水导的测定

按文献[9]的方法。

114 叶水势的测定

用压力室(3005型,美国产)法。

115 叶渗透势和渗透调节的测定

用Wescor25500型蒸气压渗透计(美国产)。剪下叶片,用湿润的纱布包裹,放入烘干冷却的牛皮纸袋中,置-30 e低温冰箱过夜,取出在室温下放置40 min,用榨汁器榨取汁液,上机测定叶渗透势,按公式 $7_s = -11013CRT$ (R是气体常数,T为室温,C为仪器读数)计算。在冷冻前,将叶片用蒸馏水饱和(一般为8 h),然后按测渗透势的方法测饱和渗透势,按下式计算渗透调节能力(OA): $OA = \frac{7_{s处理}^{100}}{7_{s对照}^{100}}$ 。

116 光合、蒸腾及气孔导度的测定

用CID型便携式光合仪(CI2301,美国CID公司生产)测定。

2 结果与分析

211 3个玉米遗传材料整株根系水导的差异

由图1可以看出,在用-0.12 MPa的PEG模拟干旱胁迫下,3个玉米供试材料整株根系水导的大小顺序是F₁代>母本>父本,其值分别为11925、11321、01698 @10⁻⁷ m#s⁻¹#MPa⁻¹。而在正常水分条件下,整株根系的水导大小顺序仍然为F₁代>母本>父本,其值依次为11279、01639、01205 @10⁻⁷ m#s⁻¹#MPa⁻¹。可见在两种水分条件下,杂交种F₁代

和母本的整株根系水导均高于不抗旱的父本。而干旱胁迫使玉米植株的整株根系水导显著降低, 但材料间降低幅度不同, F_1 代玉米的根系水导下降了 331.5%, 父本下降了 81.5%, 母本下降了 841.5%, 母本降幅最大, F_1 代次之, 而父本最小。杂交种在干旱胁迫和正常条件下的根系水导均最高, 说明它的透水和输水性能都最强。

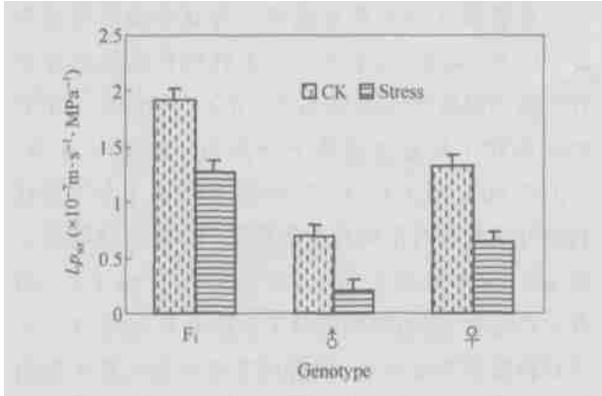


图 1 两种水分处理下 3 个玉米供试材料整株根系水导的差异
 Fig1 The difference of whole root hydraulic conductance for three maize genotypes under two water level
 Each bar is the mean of six replicates with standard error (SE)

212 3 个玉米遗传材料叶片气体交换参数的变化
 21211 不同水分条件下玉米叶片光合速率的基因

型差异 由图 2B 可看出, 水分胁迫普遍降低了玉米单叶的光合速率, 但这种影响具有品种间的差异。3 个供试材料间, F_1 代和母本的单叶光合速率在水分胁迫下显著下降, 而父本减小不显著。这可能有两方面的原因, 其一是单叶光合速率本身具有品种间的差异, 如在正常供水条件下, F_1 代的光合速率显著高于父本和母本, 3 个供试材料间大小顺序为 $F_1 >$ 父本 $>$ 母本。其二是水分胁迫对不同品种的影响不同, 相同程度的水分胁迫对 F_1 代的影响最大, 其绝对值低于父本, 而稍大于母本。

21212 不同水分条件下玉米叶片气孔导度和蒸腾速率的基因型差异 正常供水情况下, 不同遗传材料气孔导度的大小顺序是 F_1 代 $>$ 母本 $>$ 父本, 其值分别为 4815、4510、3218 mS (图 2D), F_1 代是父本的 116 倍, 母本是父本的 114 倍。而在干旱胁迫条件下, 不同遗传材料气孔导度的大小顺序是母本 $>$ 父本 $>$ F_1 代, 其值分别为 2510、1718、1710 mS 。与正常供水相比, 干旱条件下, 其 F_1 代的气孔导度下降了 641.9%, 父本下降了 451.8%, 母本下降了 441.4%, F_1 代的气孔导度最小。气孔导度越小, 植物的蒸腾失水越少, 保水能力越强, 在干旱条件下的水分状况越好。

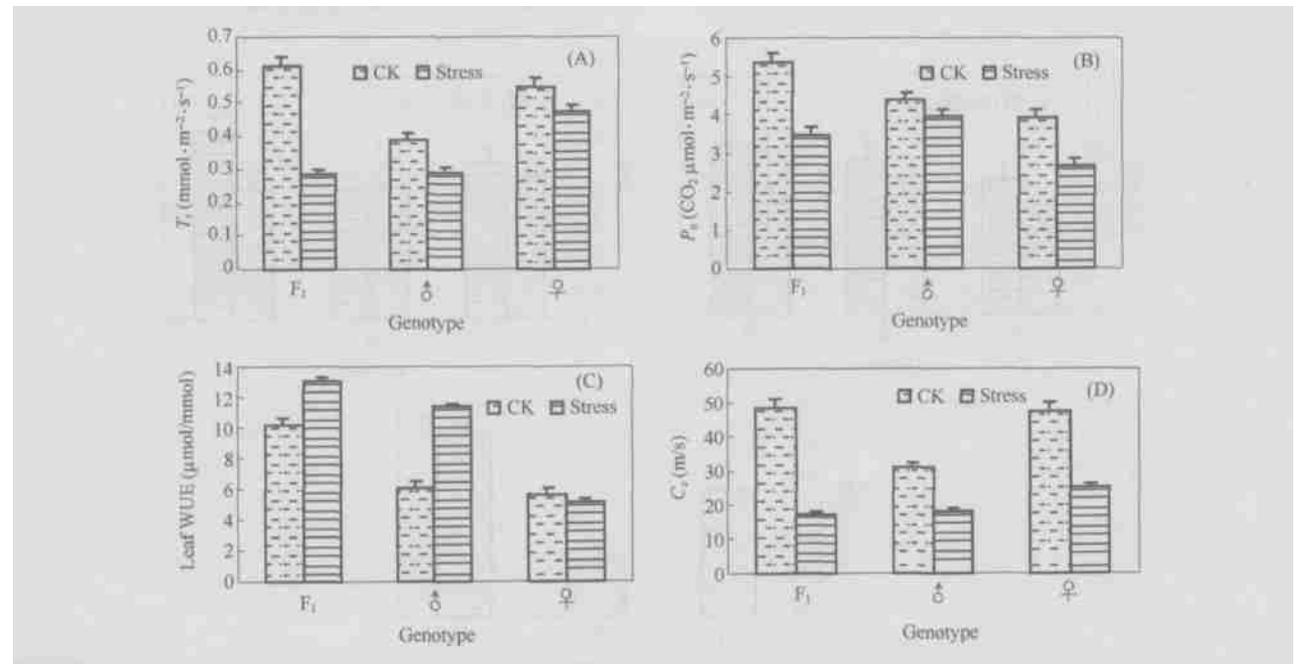


图 2 两种水分处理下 3 个玉米供试材料叶片气体交换参数的差异
 Fig 12 The difference of gas exchange parameters for three maize genotype under two water level
 A: 蒸腾速率 T_r ; B: 光合速率 P_n ; C: 单叶水分利用效率 Leaf WUE(或 P_n/PT_r); D: 气孔导度 C_s 。
 Each bar is the mean of five replicates with standard error (SE)1

蒸腾速率反映了植株蒸腾耗水的大小,也间接反映了干旱胁迫下植物吸水能力的强弱。从图 2A 可看出,水分胁迫引起了玉米叶片蒸腾速率的降低,但也具有基因型的差异。其中 F_1 代显著下降,父本和母本也降低,但不显著。造成的结果是水分胁迫下 F_1 代蒸腾速率的绝对值小于母本,而近似等于父本。正常供水下,3 个供试材料间蒸腾速率也有差异,表现为 F_1 代 > 母本 > 父本,其趋势和光合速率不完全相同。

21213 不同水分条件下玉米单叶水分利用效率的基因型差异 正常供水条件下,不同玉米遗传材料的单叶水分利用效率由大至小依次是 F_1 代、父本、母本,分别为 10117、6108、5164 $Lmol CO_2Pmmol H_2O$ (图 22C),而在干旱胁迫条件下,依次为 13108、11139、5116 $LmolCO_2Pmmol H_2O$ 。与正常供水相比,干旱条件下, F_1 代及父本的单叶水分利用效率分别增长了 2816% 和 8713%,母本的增长了 815%。正常供水条件下, F_1 代的单叶水分利用效率是父本的 1167 倍,是母本的 1180 倍。胁迫条件下, F_1 代的单叶水分利用效率是父本的 1115 倍,是母本的 2154 倍。由此可以看出, F_1 代的单叶水分利用效率最高。干旱普遍增大了玉米的单叶水分利用效率。

213 3 个玉米遗传材料渗透势和叶水势的变化

由图 32B 可以看出, F_1 代及母本的渗透势在干旱胁迫的条件下分别降低了 1016% 和 4119%,而父本的渗透势基本无差异。植物渗透势的降低预示着植物的渗透调节能力增强,可使植物在干旱条件下维持一定的膨压,有利于新陈代谢的正常进行。由此可见母本和 F_1 代的渗透调节能力较强(图 32C)。

水势被认为是衡量植物水分状况最简便的指标。 F_1 代、父本、母本 3 个玉米材料在正常水分条件下所测出的叶水势分别为 - 0143、- 0160、- 0157 MPa,而在干旱胁迫条件下分别为 - 0168、- 0178、- 0187 MPa(图 32A)。可见,胁迫条件下,3 个玉米材料的叶水势都有不同程度的降低,其中 F_1 代降低了 5216%,父本降低了 30%,母本降低了 5811%。由此可以看出,在相同程度的干旱胁迫下,由于 3 个玉米材料根系导水性能、渗透调节能力及气孔扩散阻力的不同,从而引起叶水势的差异。

214 整株根系水导与叶片水分状况及气体交换参数的关系

用玉米整株根系水导与叶片气体交换参数作回归,发现其间显著的线性正相关关系,亦即随着整株根系水导的增大,这些与植物整体水分状况和光合同化有关的参数值也相应地增加。

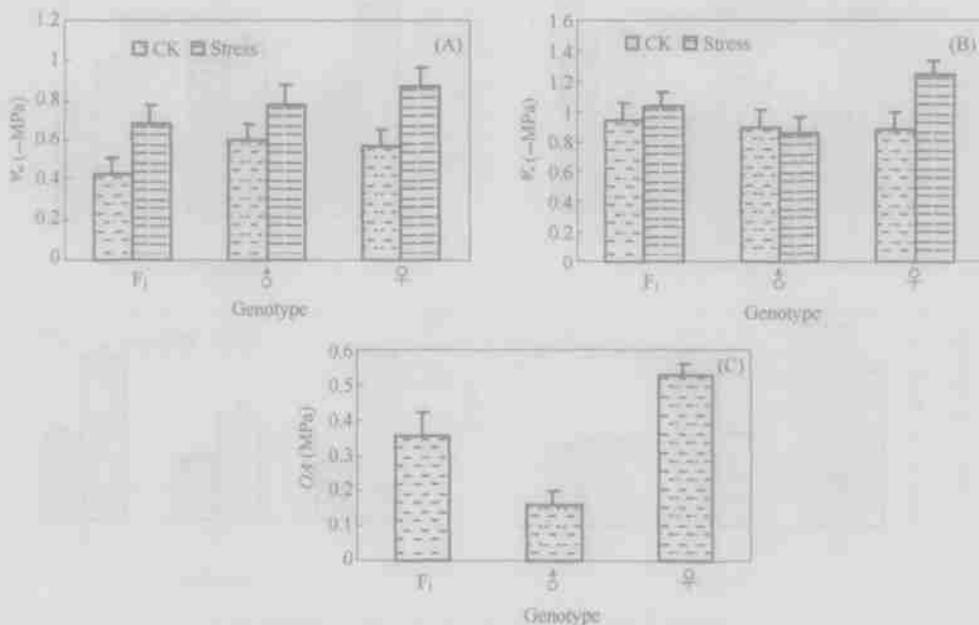


图3 两种水分处理下3个玉米材料叶水势、叶渗透势和渗透调节能力的差异

Fig 3 The difference of leaf W_w (A), W_l (B) and Q_A (C) for three maize genotype under two water levels

Each bar is the mean of five replicates with standard error (SE)1

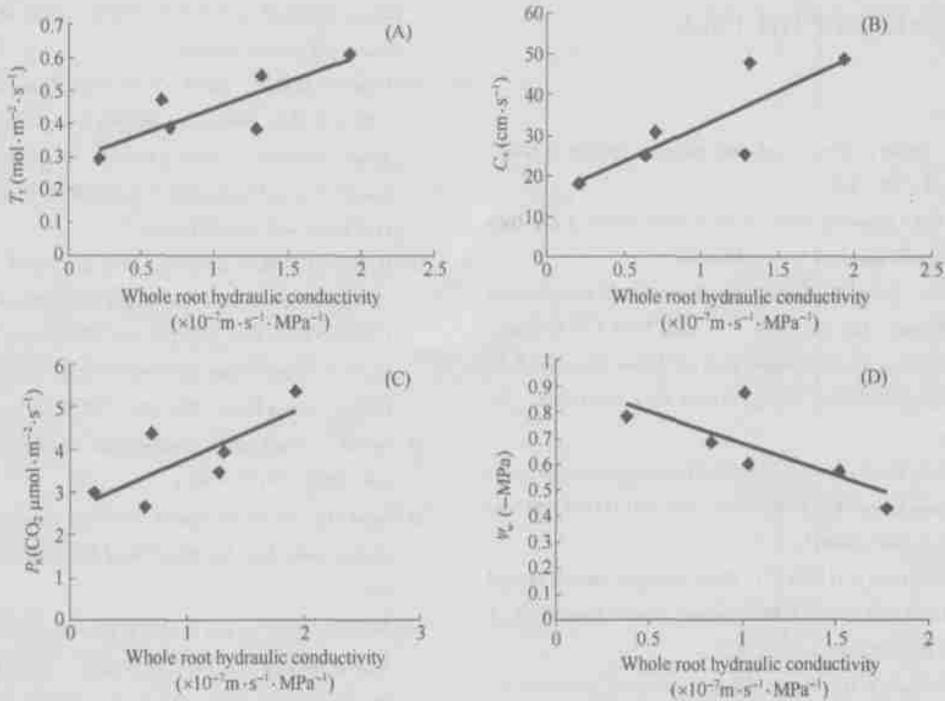


图4 玉米整株根系水导与叶片水分状况、气体交换参数的关系

Fig 4 The relationship between maize whole root hydraulic conductivity and leaf water status, leaf gas exchange parameters

A: $y = 0.1579x + 0.2896$, $R^2 = 0.1678$ ($P < 0.105$);

B: $y = 17.1203x + 15.08$, $R^2 = 0.6859$ ($P < 0.105$);

C: $y = 1.12069x + 2.15838$, $R^2 = 0.5664$ ($P < 0.105$);

D: $y = 0.2432019199$, $R^2 = 0.15885$ ($P < 0.105$);

3 讨论

本试验发现玉米整株根系水导与叶片光合速率、蒸腾速率、气孔导度及叶水势间均呈线性的正相关关系,说明随着整株根系水导的提高,植物整体水分状况、代谢活性趋于优化。这与材料的表型抗旱性一致,如抗旱的杂交种户单4号和母本天四在水分胁迫下的整株根系水导均高于不抗旱的父本478。但两种抗旱玉米材料间的抗旱机制又不尽相同,母本天四虽然根系水导高,但气孔导度大,失水多,其植株水分状况主要通过渗透调节能力来维持,而杂交种在吸水和失水上都趋于优化,表现在整株水导最高,而气孔导度又小于母本,水分利用效率明显提高。杂交种在生物学性状上是抗旱节水且丰产型,而母本为抗旱耗水且低产型。

迄今已知,不论是在变水还是变营养的环境中,土壤水分信号和营养信号都首先转变为根系的水力学信号(即根系的水导)^[2,8]。大量研究都证明,根系水导具有可变性,这种可变性除主要与土壤水分状况、营养状况以及来自冠部的蒸腾需求有关外,还与厌氧、温度和重金属等有关。在一定的土气水势差和水流通量情况下,冠部的水势主要由根系水力

学阻力所引起的水势的降低决定,即主要由根系水力学导度决定^[2,12,13]。所以通过提高根系水导而改变植物体水分状况是可行的。

已有研究认为,根系形态学特征如根长、根重以及下层根的数量与抗旱性呈极显著的正相关,并证明这些根系性状能够稳定地遗传,可作为生产中筛选抗旱品种的指标^[4]。本试验证明玉米整株根系水导与其抗旱性间也具有显著的相关性,可将其作为抗旱品种的筛选指标。在典型的半干旱黄土高原地区,其深厚的黄土层起着典型的土壤水库的作用,储水量完全能够满足当茬作物的生育期需要^[3~5]。在这种自然环境下,那些下层根系数量多,吸水能力强的品种无疑具有更大的优势。此外,大量研究表明,在干旱条件下,气孔导度减小对蒸腾作用的影响大于对光合作用的影响,亦即适度减小气孔导度对光合同化能力影响不大,却可提高水分利用效率。而水分利用效率的提高应是干旱半干旱地区农业可持续发展的一个目标^[1,15]。可见,将高的整株根系水导和相对较低的气孔导度结合起来作为筛选指标,可望培育出耐旱且高产的优良品种^[16,17]。本试验中的杂交种户单4号可能正是继承了母本(抗旱)高整株根系水导和父本低气孔导度的优点,使其在

水分利用上具有开源节流的优势,从而在干旱胁迫下产量和水分利用效率均高于亲本。

References

- [1] Turner N C Further progress in crop water relations! *Advances in Agronomy*, 1997, 58: 293- 337
- [2] Steudle EI Water uptake by roots: effects of water deficit! *J Exp Bot*, 2000a, 51(special issue): 1 531- 1 542
- [3] Shan L(山仑)! Advances in improvement of crop drought resistance and water use efficiency! In: Zou Q(邹琦), Wang X2C(王学臣) eds! *Physiological Advances in Crop Higher Yield and Higher Efficiency(作物高产高效的生理学进展)*! Beijing: Science Press, 1994! 258- 268 (in Chinese)
- [4] Shan L(山仑)! Development trend of dryland farming technologies! *Scientia Agricultura Sinica(中国农业科学)*, 2002, 35(7): 848- 855 (in Chinese with English abstract)
- [5] Shan L(山仑), Chen D2Y(陈培元)! *Physio2ecological basis of Dryland Farming(旱地农业生理生态基础)*! Beijing: Science Press, 1998! 1 - 17, 267- 279(in Chinese)
- [6] Davies W J, Zhang J! Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil! *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1991, 42: 55- 76
- [7] Carvajal M, Cooke DT, Clarkson D T! Responses of wheat plants to nutrient deprivation may involve the regulation of water- channel function! *Planta*, 1996, 199: 372- 381
- [8] Clarkson D T, Carvajal M, Henzler T, Waterhouse R N, Smyth A J, Cook DT, Steudle EI Root Hydraulic conductance: diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress! *J Exp Bot*, 2000, 51: 61- 70
- [9] Mu Z2X(慕自新), Zhang S2Q(张岁岐), Yang X2Q(杨晓青), Liang Z2S(梁宗锁)! Effect of Nitrogen and phosphorus deficiency on maize root hydraulic conductivity! *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology(植物生理与分子生物学学报)*, 2003, 29(1): 45- 51(in Chinese with English abstract)
- [10] Duan S2S(段舜山), Gu W2X(谷文祥), Zhang D2Y(张大勇), Li E2M(李凤民)! Relationship between root system characteristics and drought resistance of wheat populations in semiarid region! *Chinese Journal of Applied Ecology(应用生态学报)*, 1997, 8(2): 134- 138 (in Chinese with English abstract)
- [11] Hu R2H(胡荣海), Wang H(王纘), Zhu Z2H(朱志华)! Progress of studies on crop root characteristics and its draught resistance! In: Zou Q(邹琦), Wang X2C(王学臣) eds! *Physiological Advances in Crop Higher Yield and Higher Efficiency(作物高产高效的生理学进展)*! Beijing: Science Press, 1994! 269- 275(in Chinese)
- [12] Steudle EI Water uptake by plant roots: an integration of views! *Plant Soil*, 2000b, 26: 45- 56
- [13] Steudle EI The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots! *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 2001, 52: 847- 875
- [14] Hu R2H(胡荣海), Jing R2L(景蕊莲)! Physiological basis of draught resistant breeding! In: Lou C2H(娄成后), Wang X2C(王学臣) eds! *Physiological Basis of Crop Yield s Form(作物产量形成的生理学基础)*! Beijing: China Agriculture Press, 1999! 155- 164(in Chinese)
- [15] Kramer P J! *Water Relations of Plants*! New York: Academic Press, 1993! 342
- [16] Tardieu F, Davis W J! Integration of hydraulic and chemical signaling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants! *Plant Cell and Environment*, 1993, 16: 341- 349
- [17] Gallardo M, Turner N C, Ludwig C! Water relation, gas exchange and abscisic acid content of *Lupinus albus* leaves in response to drying different proportions of the root system! *J Exp Bot*, 1994, 45(276): 909- 918