

# 氮磷亏缺对玉米根系水流导度的影响

慕自新 张岁岐\* 杨晓青 梁宗锁

(中国科学院、水利部水土保持研究所, 西北农林科技大学, 陕西杨凌 712100)

**摘要:** 在人工气候室水培条件下, 从单根和整株根系两个层次研究了 N、P 营养与玉米 (*Zea mays* L.) 根系水流导度 (root hydraulic conductivity,  $L_{pr}$ ) 间的关系。结果表明: 表型抗旱的杂交种 F<sub>1</sub> 代户单 4 号和母本天四的单根水导和整株根系水导均高于不抗旱的父本 478, 其中天四的单根水导最高, 而户单 4 号的整株根系水导最高。N、P 亏缺均使玉米单根水导和整株根系水导降低, 但与 N 亏缺相比, P 亏缺的植株具有较高的整株根系水导和较低的单根水导。整株根系的水导更能反映植物根系的输水性能。

**关键词:** 氮磷亏缺; 玉米; 水流导度; 水通道蛋白

**中图分类号:** Q945

N 和 P 是作物生长所必需的两种营养元素, 主要由根系从土壤中吸获得, 矿质营养必须溶于水中才能被作物吸收利用, 同时土壤的养分供应影响下的植物的营养状况又影响植物体对水分的吸收, 因此吸水 and 吸肥是两个相互依赖的过程 (Boyer 1985)。在干旱半干旱地区干旱少雨和土壤贫瘠常常相伴而生, 增施肥料被普遍认为是该地区农业增产的主要措施之一, 此即生产中的/以肥促水0现象 (山仑 1983, 许旭旦 1985), 但其机制至今尚未完全研究清楚。

根系的吸水能力主要用根系的水力学导度 (简称水导,  $L_{pr}$ ) 来表示, 可从细胞、组织和器官 (单根或整株根系) 3 个水平上反映出来 (Steudle 2000a、b, 2001)。在蒸发需求、土壤水势及土壤温度一定的条件下, 根系水导主要受植物体内外环境中营养状况的制约 (Steudle 2000b, Clarkson 等 2000)。已有的研究表明, N、P、S 等营养的亏缺都引起了暂时的细胞和单根水导的降低, 但这种效应在恢复营养供应后 4~24 h 又能够完全逆转 (Carvajal 等 1996, Maggio 和 Joly 1995, Niemietz 和 Tyerman 1997)。此外, 在一些植物中发现根的  $L_{pr}$  具有昼夜波动性, 如 Clarkson 等 (2000) 在研究 *Lotus japonicus* 根时发现其中的基因转录物与编码拟南芥中水通道蛋白 PIP1 和 PIP2 的 mRNA 具有高度的同源性, 并证明 *Lotus japonicus* 根中的水通道蛋白基因同源

序列的丰富 mRNA 具有明显的昼夜节奏性, 就是说根  $L_{pr}$  的昼夜波动性可能是由水通道蛋白的昼夜节奏性所引起。Tyerman 等 (1999) 研究发现, 由 At PIP1 编码的水通道的透水性因 Hg 的结合而被阻塞, 但 N、P 亏缺根系中低的  $L_{pr}$  不受 Hg 处理的影响表明, 营养亏缺使原生质膜上水通道的活性或密度降低 (Tazawa 等 2001, Siefritz 等 2002, Xian 和 Zwiazek 2000, Zhang 和 Tyerman 2000)。可见, 营养对细胞和单根水导的调控主要是通过调节根系原生质膜上水通道蛋白的特性实现的。

以上研究只局限于细胞和单根水平上的水导, 还不能很好的反映整株根系的吸水情况。土壤中 N、P 营养在时空上的变化趋势影响了根系的生长发育及形态构型 (廖红和严小龙 2000, Forde 和 Lorenzo 2001, 李海波等 2001), 另一方面, 根系吸水速率与根密度不是简单的正比关系, 而是与有效根密度成正比, 也就是说一部分根系并不吸水 (邵明安等 1987)。因此单根  $L_{pr}$  高, 并不等于植株的吸水能力就强; 反之, 植株的吸水能力强, 也并不代表单根的  $L_{pr}$  就高。根系的吸水能力应该是单根  $L_{pr}$  和根系形态构型之间综合作用的结果。所以通过单根和整株根系两个层次上水导的比较研究, 既可以了解根系吸水能力的强弱, 又可间接地反映根形态构型的变化, 从而为模拟原位土壤中水分和营养双因子对根系生长发育的调控提供实验证据。此外, 对不同遗传材料间水力学特性差异的研究也不多见, 而此类研究最终为生产中培育耐贫瘠而抗干旱的作物品种无疑具有重要的理论意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料

选用黄土高原主栽玉米 (*Zea mays* L.) 品种户单 4 号 (HD4) (抗旱) 及其父本 478 (不抗旱) 和母本

200205208 收到, 2002 10 17 接受。

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

\* 通讯作者 (E-mail: sqzhang@ms.iswc.ac.cn; Tel: 02927019049)。

天四(TS)(抗旱)作为研究材料。材料由陕西省农科院作物所玉米育种研究室提供。

## 1.2 玉米培养

玉米种子经 0.2% 的  $\text{HgCl}_2$  溶液消毒 20 min 后,用蒸馏水冲洗几遍,然后放入蛭石与石英沙(V/V:2/3)混合培养介质中,在 25 e 培养箱萌发,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 的塑料桶中培养(苗基部用脱脂棉裹住,桶上部用泡膜作支持物),塑料桶外部用双层黑塑料布遮光。每桶留两株苗,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 Hoagland 营养液。设 3 个营养处理:对照(CK, 1/2 Hoagland 营养液)、低 N(N 浓度为对照的 1/3)、低 P(P 浓度为对照的 1/3)。其中,低 N 处理用 1.7 mol/L 的  $\text{Ca}_2\text{Cl}_2$  和 0.85 mol/L 的  $\text{K}_2\text{SO}_4$  以补足 Ca 和 K 的浓度,而低 P 处理加 0.85 mol/L 的  $\text{K}_2\text{SO}_4$  以补足 K 的量。

将塑料桶放入日产 KG206SHL2D 型人工气候室中培养,白天光照为 250~300  $\text{Lmol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,光暗周期为 14/10 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 换一次营养液。

待幼苗长到 20 d 后(苗龄 23 d,营养处理 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),单根水导的测定选取根轴上同一部位的侧根进行。

## 1.3 根系水导的测定

用压力室(3005 型,美国 SEC 公司)测定,按 Miller(1980)的方法略加改进。单根水导的测定:用双面刀片快速切取距根尖 10~12 cm 根段(剪去上面的根毛),在压力室内放入高 12 cm,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,以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,每个压力下等出流达到稳态后(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,然后在准确度为 0.1 mg 的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便是 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面直径,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,可根据以下公式计算:  $L_{pr} = V @ S^{-1} @ P^{-1} @ t^{-1}$ 。式中,  $L_{pr}$  为根系水导( $\text{m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ); V 是 t(s) 时间内通过测试根段的水流总体积( $\text{m}^3$ ); S 为测试根段的表面积( $\text{m}^2$ ); 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导。

整株根系水导的测定:将植株的地上部从茎基部剪去,留茎 1 cm,放入压力室中密封后用高压氮气慢慢加压,具体操作同单根水导的测定。完成上述操作以后,将根系从压力室取出,用 5% 的甲苯胺蓝染色后在 CD400 型根系图像分析系统上测定单株根系表面积,再根据上述流速结果计算出单位时间单位根表面积的流量通量。同样,用整株根系水流量与压力差关系曲线的斜率表示整株根系的水导。

## 1.4 $\text{HgCl}_2$ 处理

按 Barrowclough 等(2000)的方法,测定时室温保持在 21~23 e,光强维持在 35~40  $\text{Lmol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (叶片上部)(需要时用 100 W 的灯泡作为外加光源)。设 4 个处理:①去离子水 20 min;② 50  $\text{Lmol/L}$  的  $\text{HgCl}_2$  20 min;③ 5 mmol/L 的 22 巯基乙醇(2-mercaptoethanol) 10 min;④ 50  $\text{Lmol/L}$  的  $\text{HgCl}_2$  处理 20 min 后加 5 mmol/L 的 22 巯基乙醇处理 10 min。各处理测定之前用去离子水冲洗干净,然后测其单根水导。

## 1.5 根系生物量的测定

整株根系表面积用 CD400 型根系图像分析系统(美国, CID 公司)测定;根轴长度用直尺量取;根干重的测定为 105 e 杀青 30 min,然后将温度维持在 75 e 烘至恒重(一般为 24 h)。

所有数据都用 Microsoft Excel 和 SAS(Version 6.12)软件分析。

## 2 结果

### 2.1 N、P 亏缺对玉米单根水力学导度的影响

在蒸发需求、土壤水势及土壤温度相同的条件下(即其它外界条件相同,下同),N、P 缺乏显著地影响了玉米单根的水流导度(图 1A)。P 亏缺的影

响大于 N 亏缺, 在含 P 量为全营养液 1/3 的低 P 胁迫下, 3 个基因型户单 4 号、478、天四的单根水流导度分别为:  $(0.11 \pm 0.018)$ 、 $(0.08 \pm 0.057)$ 、 $(0.202 \pm 0.015) \times 10^{-6} \text{ m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ , 较对照下降了 74%、67%、63%, 平均下降幅度为 68%; 相应的 N 亏缺处理的单根水流导度分别为:  $(0.202 \pm 0.022)$ 、 $(0.12 \pm 0.011)$ 、 $(0.310 \pm 0.037) \times 10^{-6} \text{ m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ , 较对照下降了 53%、50%、43%, 平均下降幅度为 49%。可见, N、P 亏缺都使单根水流导

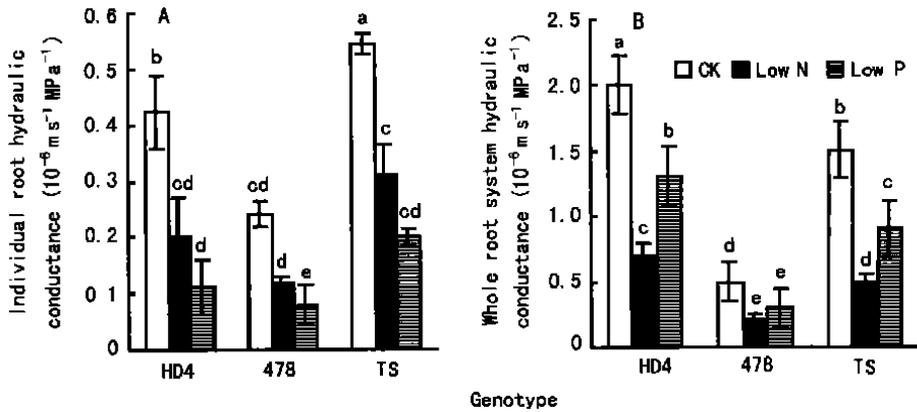


图 1 3 个营养水平下玉米单根水导和整株根系水导的变化

Fig. 1 Changes in hydraulic conductance of individual root (A) and whole root system (B) of maize plant under three nutritional conditions

Each bar is the mean of 6 replicates with standard deviation (SD). The heights of 2 columns with the same letter above them are not significantly different ( $P = 0.05$ ,  $n = 6$  roots per treatment).

## 2.2 N、P 亏缺对玉米整株根系水导的影响

图 1B 表明, 整株根系的水导在品种间也有差异, 3 种营养处理下, 其大小顺序均为户单 4 号 > 天四 > 478, 即表型性状上抗旱的 F<sub>1</sub> 代最大, 不抗旱的父本最小, 而同样表现为抗旱的母本介于二者之间, 和单根间的趋势不相一致。两种营养亏缺下, 3 个玉米品种整株根系水导都降低, 但与单根水导不同的是, N 亏缺下, 整株根系水导下降的幅度大于 P 亏缺, 表现为户单 4 号、478 和天四的整株根系水导分别为:  $(0.698 \pm 0.148)$ 、 $(0.201 \pm 0.048)$ 、 $(0.49 \pm 0.147) \times 10^{-6} \text{ m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ , 较对照下降了 43%、57%、40%, 平均下降了 47%; 相应的 P 亏缺处理下分别为:  $(1.32 \pm 0.212)$ 、 $(0.312 \pm 0.062)$ 、 $(0.855 \pm 0.215) \times 10^{-6} \text{ m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ , 较对照下降了 27%、31%、25%, 3 个品种平均下降了 28%。可见, 在相同程度的 N、P 营养亏缺下玉米单根水导和整株根系水导的下降幅度不同, 即 N、P 亏缺对单根和整株根系两个层次上水力学导度的影响不

同。同。度下降, 但二者对水流导度的抑制程度不同。此外, 3 种营养条件下玉米单根的水流导度表现基因型间的差异, 其大小顺序均为天四 > 户单 4 号 > 478, 即表型上抗旱的母本单根水流导度最大, 而不抗旱的父本的单根水流导度最小, 杂种 F<sub>1</sub> 代介于两者之间。无论是对照还是两种营养胁迫下, 杂种 F<sub>1</sub> 代户单 4 号和母本天四的单根水流导度的基数都大于父本 478。

同。

## 2.3 HgCl<sub>2</sub> 和 22 巯基乙醇对 3 个基因型玉米单根水导的影响

为了证明 N、P 亏缺影响单根水导的变化是否与其影响了根系原生质膜上的水通道及通道蛋白的特性有关, 用其专一性抑制剂 HgCl<sub>2</sub> 和去抑制剂 22 巯基乙醇处理根系。结果表明, 在正常的营养供应下, 50 Lmol/L 的水通道蛋白抑制剂 HgCl<sub>2</sub> 显著的降低了 3 个玉米遗传材料的单根水导(表 1), 但品种间降低的程度不同, 户单 4 号、478 和天四的单根水导分别下降了 53%、42%、61%, Hg 抑制剂对 N、P 亏缺下单根水导的不敏感性及 22 巯基乙醇解抑制剂对 Hg 抑制效应的逆转说明, N、P 缺乏主要是影响了单根水分运输途径的细胞-细胞通道上的水通道蛋白的特性, 从而影响了单根的水导。5 mmol/L 的 22 巯基乙醇解抑制剂几乎能够完全逆转 Hg 试剂的抑制作用, 更进一步证明了水通道蛋白对单根水导的贡献。可见, 不同遗传材料的

表 1 HgCl<sub>2</sub> 和 2HS<sub>2</sub>C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>OH 对玉米单根水导的影响Table 1 Effect of HgCl<sub>2</sub> and 2HS<sub>2</sub>C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>OH treatments on maize individual root hydraulic conductance

Treatments	HD4			478			TS		
	CK	Low N	Low P	CK	Low N	Low P	CK	Low N	Low P
Deionized water	4.23(0.64)	2.02(0.22)	1.11(0.18)	2.42(0.69)	1.20(0.11)	0.80(0.57)	5.43(1.98)	3.10(0.87)	2.02(0.85)
HgCl <sub>2</sub>	1.98(0.40)	1.94(0.20)	1.13(0.34)	1.20(0.41)	1.06(0.23)	0.70(0.33)	2.12(0.75)	2.97(1.01)	1.89(1.21)
2HS <sub>2</sub> C <sub>2</sub> H <sub>4</sub> OH	4.14(0.67)	2.22(0.34)	1.08(0.23)	2.23(0.56)	1.16(0.27)	0.76(0.11)	5.32(2.12)	3.18(0.54)	1.98(0.37)
HgCl <sub>2</sub> + 2HS <sub>2</sub> C <sub>2</sub> H <sub>4</sub> OH	4.07(0.55)	2.17(0.47)	1.27(0.15)	2.21(1.10)	1.11(0.39)	0.75(0.25)	5.20(1.47)	3.17(0.35)	1.92(0.67)

Each value was the mean of 6 replicates with standard deviation(SD) in parentheses.

玉米其根系原生质膜上的水通道蛋白的种类、活性和密度可能不同。母本天四降低得最多,与 2.1 节中母本的单根水导最高相对应,说明天四的根系质膜上水通道蛋白的活性或密度最高,这可能正是其表型抗旱的缘故。

#### 2.4 N、P 亏缺下玉米根系形态性状的变化

在原位土壤中,由于施肥的不均匀性以及 P 的难移动性,植物为了生存的需要,根系往往表现出趋肥性的适应性,其实是根系的形态构型发生了变化。在溶液中营养都是以可溶性盐的形式存在,不存在被土壤固定或难移动性,那么根系形态是否发生变化呢?为此测定了根系性状及生物量的变化。试验结果表明,N、P 亏缺除了在单根水平通过影响根系原生质膜上的水通道影响吸水之外,还通过影响整株根系的形态特性,改变了根系吸收面积,从另一方面影响了根系吸水。N 和 P 的效果间有差异。从图 2 可见,低 N 处理下,户单 4 号、478 和天四的根系总表面积分别为:(48.87±3.45)、(27.73±2.00)、(37.93±4.56) cm<sup>2</sup>,对应的在低 P 处理下分别为:(54.05±9.23)、(29.74±5.00)、(39.86±6.55) cm<sup>2</sup>,即在低 P 处理下,由于相对较长的根系总长度和较多的根系生物量,从而维持了较大的根系总吸收面积,使得整株根系水导较高。此外,F<sub>1</sub> 代户单 4 号尽管其单根水导小于母本天四,但由于在低 N、P 处理下具有较高的根系总表面积,其根系总吸收面积的增加值大于单根水导的降低值,因此其整株根系吸水能力最强。

### 3 讨论

#### 3.1 玉米根系水力学导度的品种间差异

本研究表明,不论是单根水导还是整株根系水导,在 3 个玉米品种(父母本和 F<sub>1</sub> 代)间都存在根系导水力的差异(图 1)。综合 3 种营养条件下 3

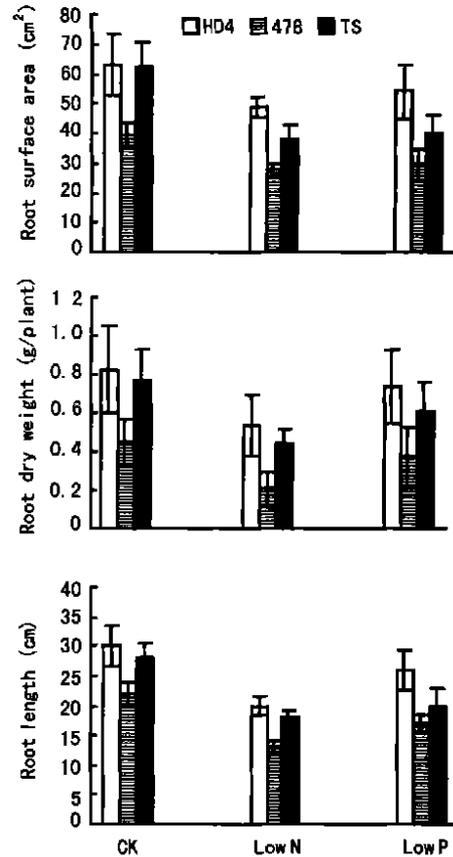


图 2 3 种营养条件下玉米幼苗根系参数的变化

Fig. 2 Changes in root parameters of maize seedlings under three nutritional conditions

Each bar is the mean of 6 replicates with standard deviation (SD).

个玉米品种的 Hg 抑制及解抑制实验发现(表 1),这种品种间单根水导的差异主要是由于水通道蛋白的特性(可能包括水通道蛋白的密度及活性)不同造成的。如果水通道蛋白的密度或活性大,水导就大(Clarkson 等 2000, Tyerman 等 1999)。由此推知,母本天四和杂交 F<sub>1</sub> 代户单 4 号是由于其根系原生质膜上水通道蛋白的活性或密度较大造成在

全营养液中水导高于父本 478,而在低 N、P 处理下单根水导下降幅度也大,但其绝对值仍大于 478,因此其肥效和水分利用效率都高。在整株根系水平上,则是所有单个根系的水导和整株根系形态特征综合的结果。例如:尽管户单 4 号的单根水导小于天四,但因其根系总吸收面积大,因此,其整株根系水导高于天四,吸水能力最强。而且,这种品种间根系水力学导度的差异和品种的抗旱性相关。如:抗旱性强的母本和 F<sub>1</sub> 代在 3 种营养处理下其单根水导和整株根系水导基数都高于不抗旱的父本。显然, F<sub>1</sub> 代具有根系水导上的杂交优势现象,这对其耐贫瘠和抗缺水特别重要。同时,也提示我们:通过遗传改良提高作物根系的水力学导度来培育耐贫瘠和耐干旱的优良品种是完全可能的。

### 3.2 N、P 营养对根系水导的不同影响

由 Steudle (2000a、b, 2001) 的复合式输水模型可知,根内径向水流存在着并列的 3 条途径:沿着细胞壁和胞间隙的质外体途径、由胞间连丝所介导的共质体途径以及跨过细胞膜(包括液泡膜)的跨细胞途径。由于后两者在实验上很难区分开来,故统称为细胞<sup>2</sup>细胞途径。在水分和营养亏缺的条件下,质外体输水途径阻力增大,水分主要通过细胞<sup>2</sup>细胞途径传播,此时根系吸水主要由水通道蛋白在分子水平上进行微调。本试验表明,N、P 亏缺条件下,同一品种缺 N 和缺 P 之间单根水导不同(图 1A),主要原因在于两种营养对水通道蛋白的影响不同(表 1)。其生理学原理是,P 主要通过两类调节机制在起作用,一是通过翻译后的磷酸化与去磷酸化修饰作用而影响水通道蛋白的活性,二是改变单位根质膜面积上的转运蛋白的含量;而 N 则可能主要是通过后一种调节机制在起作用(Radin 和 Matthews 1989, Hoarau 等 1996)。因此,P 亏缺对水通道的影响比 N 亏缺的影响大,这似乎正是旱地增施磷肥相对增产的原因。另一方面,N、P 亏缺条件下同一基因型玉米品种缺 N 和缺 P 之间整株根系水导也不同(图 1B)。根系参数及生物量的测定结果表明(图 3),N 亏缺下的整株根系总表面积、根干重比正常 N 供应水平下的显著减小,说明整株根系水导的变化主要是由于根系生物量的减小,吸收面积减小的缘故;P 亏缺下,整株根系生物量和对照相比减小不显著,这可能是植物对低 P 的一种适应性表现,即当环境中 P 减少时,植物可通过相对的增加根的吸收面积而弥补单根水导的

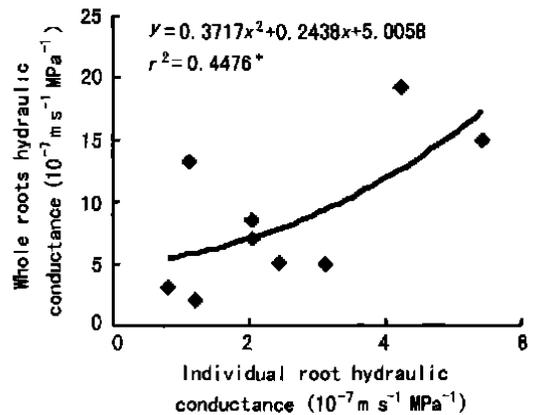


图 3 3 种营养条件下单根水导与整株根系水导间的关系  
Fig. 3 Correlation between individual root hydraulic conductance and whole roots hydraulic conductance under three nutritional status

\* Significant at 0.05 level.

降低,因此表现为二者的不同效应。

N 亏缺对单根水导的抑制小于 P 亏缺,这和文献中报告的不一致。如:Radin 和 Matthews (1989) 用细胞压力探针插入到棉花根冠细胞处,测得 N、P 胁迫下原生质膜的水导分别比营养充分的处理降低大约 85% 和 60%,而本试验对玉米的测定中看到,N、P 胁迫下玉米单根水导较对照分别下降了 49% 和 68%。这可能是因为根冠部位组织幼嫩,代谢旺盛,水通道蛋白的活性强,因此测定值高。而从单个根系整体来说,则质外体和细胞<sup>2</sup>细胞途径各占有一定的比例,水通道蛋白的贡献相对减小。此外,不同植物甚至同一植物不同发育阶段水分传输途径不同(Steudle 2000a、b, 2001),因此造成实验结果上的差异。但本研究中 N 胁迫对整株根系水导的影响大于 P 胁迫则和文献报告的相一致。

### 3.3 单根水导和整株根系水导间的关系

由于单根和整株根系是根系吸水上的两个不同层次,相对于单根水导,整株根系水导更能反映营养对根系吸水的间接效应,表现为由根系形态构型等特性的变化所引起的根系吸水的消长。而单根水导主要从微观上反映了营养对根系吸水的影响,表现为营养对根系原生质膜上水通道蛋白活性和密度的作用。在一定的范围内(有限的营养亏缺下),单根吸水能力的降低可能为根系总吸收面积的增加所补偿,而相应的高的单根水导下,因为有效吸收面积的减少使得整株根系水导并非最高。因此单根水导和整株根系水导间成非直线关系(二

次多项式,  $r^2 = 0.4476$ ,  $P < 0.05$ , 图 3)。由图 3 可知, 在土壤含水量较高, 即单根水导较高时, 整株根系水导随着单根水导的增大而升高, 而当土壤水势较低, 单根水导下降时, 整株根系通过适应性反应仍然能够维持一定的水导, 从而使植株保持一定的吸水能力, 这对植物在逆境下的生存至关重要, 而这正是品种间在耐贫瘠和抗干早上表现出优劣的一个方面。需要说明的是, 此曲线只在一定范围内成立, 横坐标不能无限的向零或无限大推进, 因为试验所选单根是相同根龄同一部位活力比较强的根系, 如果其值无限小或接近零时, 测定便没有意义, 此即所谓的无效根; 另一方面, 单根水导无限大在理论上也是不成立的。

在原位土壤情况下, 由于营养的不均匀分布 (廖红和严小龙 2000, Forde 和 Lorenzo 2001, 李海波等 2001), 造成同株植物上不同部位单根水导的较大差异。此时, 仅用单根水平的水导来反映植物的吸水情况显然有一定的局限性。而用整株根系水导则整合了细胞、组织及单根水平上水导的消长, 以及根系形态构型的优化组合, 能更好地反映植物的吸水情况。

## 参考文献

- Barrowclough DE, Peterson CA, Steudle E (2000). Radial hydraulic conductivity along developing onion roots. *J Exp Bot*, 51: 547- 557
- Boyer JS (1985). Water transport. *Annu Rev Plant Physiol*, 36: 473- 516
- Carvajal M, Cooke DT, Clarkson DT (1996). Responses of wheat plants to nutrient deprivation may involve the regulation of water channel function. *Planta*, 199: 372- 381
- Clarkson DT, Carvajal M, Henzler T, Waterhouse RN, Smyth AJ, Cook DT, Steudle E (2000). Root Hydraulic conductance: diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress. *J Exp Bot*, 51: 61- 70
- Forde B, Lorenzo H (2001). The nutritional control of root development. *Plant Soil*, 232: 51- 68
- Hoarau J, Barthes L, Bousser A, Deleens E, Prioul JL (1996). Effect of nitrate on water transfer across roots of nitrogen pre-starved maize seedlings. *Planta*, 200: 405- 415
- Li HB (李海波), Xia M (夏 铭), Wu P (吴 平) (2001). Effect of phosphorus deficiency stress on rice lateral root growth and nutrient absorption. *Acta Bot Sin (植物学报)*, 43: 1154- 1160 (in Chinese)
- Liao H (廖 红), Yan XL (严小龙) (2000). Adaptive changes and genotypic variation for root architecture of common bean in response to phosphorus deficiency. *Acta Bot Sin (植物学报)*, 42: 158- 163 (in Chinese)
- Maggio A, Joly RJ (1995). Effects of mercuric chloride on the hydraulic conductivity of tomato root systems. Evidence for a channel-mediated pathway. *Plant Physiol*, 109: 331 - 335
- Miller DM (1980). Studies of root function in Zea mays. I. Apparatus and methods. *Can J Bot*, 59: 81- 88
- Niemietz CA, Tyerman SD (1997). Characterization of water channels in wheat root membrane vesicles. *Plant Physiol*, 115: 561- 567
- Radin JW, Matthews MA (1989). Water transport properties of cortical cells in roots of nitrogen and phosphorus deficient cotton seedlings. *Plant Physiol*, 89: 264- 268
- Shan L (山 仑) (1983). Study of water relations and increase agricultural production in Chinese north-west area. *Plant Physiol Commun (植物生理学通讯)*, (5): 7- 10 (in Chinese)
- Shao MA (邵明安), Yang WZ (杨文治), Li YS (李玉山) (1987). Mathematical model of soil moisture absorption by plant roots. *Acta Pedol Sin (土壤学报)*, 4: 295- 305 (in Chinese)
- Sieffritz F, Tyree MT, Lovisoko C, Schubert A, Kaldenhoff R (2002). PIP1 plasma membrane aquaporins in tobacco: from cellular effects to function in plants. *Plant Cell*, 14: 869- 876
- Steudle E (2000a). Water uptake by roots: effects of water deficit. *J Exp Bot*, 51 (Special Issue): 1531- 1542
- Steudle E (2000b). Water uptake by plant roots: an integration of views. *Plant Soil*, 226: 45- 56
- Steudle E (2001). The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 52: 847- 875
- Tazawa M, Sotou E, Shibusaka M (2001). Onion root water transport sensitive to water channel and  $K^+$  channel inhibitors. *Plant Cell Physiol*, 42: 28- 36
- Tyerman SD, Bohnert HJ, Steudle MC, Smith JAC (1999). Plant aquaporins: their molecular biology, biophysics and significance for plant water relations. *J Exp Bot*, 50: 1055 - 1071
- Xian CW, Zwiazek JJ (2000). Mercuric chloride effects on root water transport in aspen seedlings. *Plant Physiol*, 121: 939- 946
- Xu XD (许旭旦) (1985). Rational application of fertilizer and physiological base in rainfed agriculture. *Agr Res Arid Areas (干旱地区农业研究)*, 2: 56- 71 (in Chinese)
- Zhang WH, Tyerman SD (2000). Inhibition of water channels by  $HgCl_2$  in intact wheat root cells. *Plant Physiol*, 120: 849- 858

# Effect of Nitrogen and Phosphorus Deficiency on Maize Root Hydraulic Conductivity

MU Zixin, ZHANG Suqi\*, YANG Xiaoqing, LIANG Zongsuo

(Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Northwest SciTech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100)

**Abstract:** Under solution culture conditions, the effect of nitrogen and phosphorus deficiency on maize (*Zea mays* L.) root hydraulic conductivity were studied both at the level of individual root and whole roots system using pressure chamber. The results showed that the hydraulic conductivity of roots different with genotype and nutrition condition (Fig. 1), which were observed not only at individual root level, but also at whole root system level. Results of inhibition experiment with  $\text{HgCl}_2$  and de-inhibition experiment with  $2\text{SH}_2\text{C}_2\text{H}_4\text{OH}$  suggested that nutrition directly affect individual  $L_{pr}$  by affecting the properties of water channels (aquaporins) in root protoplast plasma membrane (PM) (Table 1). However, at the level of whole root system, there is not only direct effect but also indirect effect resulting from change in root morphology change (Fig. 2). Compared with N-deficientous, P-deficient

maize seedlings have higher whole  $L_{pr}$ , but lower individual  $L_{pr}$ . It was indicated that the two nutrient elements make different contribution to individual  $L_{pr}$  and whole  $L_{pr}$ , and the functions they performed are also different. There is not a straight-line relationship between individual  $L_{pr}$  and whole  $L_{pr}$  ( $r^2 = 0.4957$ ,  $P < 0.05$ ) (Fig. 3), which means when individual  $L_{pr}$  was increased, whole  $L_{pr}$  was increased at the same time, but when the individual  $L_{pr}$  was decreased, the whole  $L_{pr}$  did not decrease in a linear way. It makes the plant continuously taking up water from draught soil. The whole  $L_{pr}$  can well reflect the crop's capacity of absorbing water.

**Key words:** N, P deficiency; maize;  $L_{pr}$ ; aquaporins

\* Corresponding author (E-mail: sqzhang@ms.iswc.ac.cn; Tel: 029 7019049).