玉米根系形态性状和空间分布对水分利用效率的调控

慕自新, 张岁岐*, 郝文芳, 梁爱华, 梁宗锁

(西北农林科技大学生命科学学院
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实验室, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 玉米根系形态性状(总根长、根系表面积和根系干物质重)与植物整体水分利用效率间具有显著或极显著的相关性, 回归曲线趋势基本相同, 均呈二次曲线关系, 只是相关系数不同。说明从提高水分利用效率来说, 根系需要维持适宜的大小。其中根长对水分利用效率的贡献是第一位的, 而根系干物质重的贡献最小, 根系表面积介于二者之间。从空间分布来说, 玉米每层节根数、节根长度和直径在父母本和杂交种间也具有显著或极显著的差异。与中下层根量相比, 母本与不抗旱的父本处于上层干土中的根系数量明显较多, 且根系直径大, 吸水困难。而杂交种在干旱条件下上层根重和数量维持不变, 或略高于不抗旱品种, 但中层和下层根系数量和长度明显高于不抗旱品种, 且根系直径小于不抗旱品种, 这样从多的有效根系数量和低的吸水阻力两方面保证了水分的吸收, 从而使其产量和水分利用效率均最高, 说明通过根系形态特性和空间分布的优化能够调节作物整体的水分利用效率。

关键词: 玉米; 根系形态特征; 空间分布; 水分利用效率

文章编号: 1000-0933(2005)11-2895-06 **中图分类号**: Q945.17 **文献标识码**: A

The effect of root morphological traits and spatial distribution on WUE in maize

MU Zi-Xin, ZHANG Sui-Qi*, HAO Wen-Fang, LIANG Ai-Hua, LIANG Zong-Suo (*Life College of Northwest A&F University, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Yangling, Shaanxi 712100, China*). Acta Ecologica Sinica, **2005**, **25**(**12**): **2895~2900.**

Abstract: As water resources for agronomic use and the potential of engineer water-saving become more limiting, the improvement of water use efficiency (*WUE*) for plant themselves becomes increasingly more important. Root systems obviously play an important role in water acquisition for plants and are a significant component of tolerance to water-deficit stress. Yet, it is unclear what correlation exists between roots themselves and water use efficiency.

We used three maize (*Zea Mays* L.) varieties, HD4 (F_1), 478(♂) and TS(♀) to study the relationship between various root characteristics and *WUE* under potted conditions conducted in a rainout shelter. The results indicated that there was a significant relationship between root characteristics and *WUE*. Regression analysis of *WUE* and total root length (TRL), root system surface area (RSA) and total root biomass (RBM) presented parabola relation. Their trends were basically similar. When TRL, RSA, and RBM were small, then *WUE* increased as root size increased. However, when those parameters increased to a certain value, *WUE* began to drop, which suggested that root systems should maintain a suitable size in order to have a high *WUE*. The greatest *WUE* occurred when RSA, TRL and RBM were 4714 cm^2, 1.118 × 10^5cm and 22.8g,

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(KZCX 3-SW-444); 国家自然科学基金资助项目(30170559); 西北农林科技大学青年基金资助项目

收稿日期: 2004-09-24; **修订日期**: 2005-05-02

作者简介: 慕自新(1972~), 男, 博士生, 主要从事节水农业的生物学基础与植物整体抗旱性研究 E-mail: muzx810@126.com

* **通讯作者** Author for correspondence. E-mail: sqzhang@ms.iswc.ac.cn

Foundation item: The Project of Knowledge Innovation of CAS (No. KZCX 3-SW-444), National Natural Science Foundation of China (No. 30170559) and Youth Foundation of Northwest A&F University

Received date: 2004-09-24; **Accepted date**: 2005-05-02

Biography: MU Zi-Xin, Ph.D. candidate, mainly engaged in water saving agriculture and total plant draught resistance. E-mail: muzx810@126.com

respectively. Among the root characteristics that were analyzed, TRL had the largest effect on *WUE* (r= 0.9312, p< 0.01), RBM had the smallest effect (r= 0.7141, p< 0.05), and RSA was intermediate (r= 0.9055, p< 0.01).

WUE was also affected by the root spatial distribution pattern along the axis of the root systems. Varieties 478 and TS had more large diameter roots in the dry, upper layer of the soil compared to the middle and lower layers. This led to a reduction in water absorption. In contrast, the HD4 had more roots in the middle and lower layers of the soil. Total root length of HD4 was also larger in the middle and lower levels, but root diameter was smaller. The overall result was that HD4 had a more efficient (or active) root number and lower resistance power of water absorption. This resulted in the higher yield and *WUE* of HD4 compared to 478 and TS. The results indicated that by breeding for suitable root morphological traits and spatial distribution pattern, we can increase the *WUE* of maize. In this way, we can simultaneously increase yield and save water.

Key words: maize root; morphological trait; spatial distribution; *WUE*

生态环境学上的植物抗旱性研究主要集中在逆境下植物的存活方面,而未考虑其生产力. 对于粮食作物和经济作物来说,干旱胁迫下的生物或经济产量无疑比其存活更重要,因此农学上将产量作为一项评价抗旱性的重要指标。但旱地农业缺水的性质决定了此产量的获得要以最少的水分为代价,如果耗水太多,则不适合本地区农业的持续发展,这样便将抗旱性的研究逐渐转移到水分利用效率(Water use efficiency, *WUE*)上来[1~3]。

由于陆生植物及栽培作物的固着生活,决定了根系在植物感受环境变化及其与环境的相互作用中起着非常重要的作用。根系不但能够感受变化了的环境信息,并传递给地上部,使地上部作出适应性反应,更重要的是通过自身形态特性、空间构型、解剖结构和代谢活性的可塑性变化以优化植物对贫乏资源(如水肥)的利用,使植物度过不良逆境的伤害,对于栽培作物还能维持尽可能大的经济和生物产量[4~9]。就根系与抗旱性的关系而言,传统的观点认为,根系大、深和密与抗旱性成正相关[10~12],但近年来越来越多的研究认为,过大的根系对经济产量来说出现了冗余,尤其在作物生殖生长的关键时期,庞大的根系要和结实器官竞争光合产物,最终造成作物减产[13,14]。但作为吸水器官,在土壤水分亏缺条件下,为了捕获尽可能多的水源,根系又必须保证一定的大小。那么作物是怎样解决这种产量构成和水分利用上的矛盾的,也就是根系怎样通过自身形态特征和空间分布的适应性变化来调节水分和产量相结合的水分利用效率的,这方面的研究还很薄弱。已经证明WUE是一个稳定的遗传性状,在不同环境条件下具有稳定的表现[2,15,16],这就意味着如果将根系特征与水分利用效率结合起来研究,不仅可为培育高水分利用效率的玉米品种提供根系特征方面的筛选指标,而且具有重要的理论价值

1 材料和方法

1.1 植物材料

选用黄土高原主栽玉米品种户单4号(HD4, F_1)(抗旱性强)及其父本478(♂,不抗旱)、母本天四(♀,抗旱)为试验材料。正常水分条件下,3品种生育期相同;干旱处理的比正常供水处理生育期缩短3~5d,但不同品种间也基本相同。

1.2 盆栽试验设计

在直径11cm,高29cm塑料桶内进行。每盆装干土11.196kg(风干土为12 kg),土壤为黑垆土(取自田间耕层)。装盆时土壤含水量为6.7%,最大毛管持水量为25.64%。每盆施尿素4.0g(纯氮1.84g), KH_2PO_4 3.4 g (P_2O_5 0.816g),在装盆时一次施入;. 种子经催芽后播种,苗期土壤水分维持在最大毛管持水量的75%以上。三叶期间苗,每盆留苗1株,然后在土面覆盖78g珍珠岩,并用塑料薄膜覆盖以阻止土面蒸发并计算蒸腾耗水量。四叶期(7月15日)开始控水,设两个水分处理,水分维持在最大毛管持水量的40%±5%和75%±5%,3个品种各2个水分水平共6个处理: F_1(g) (g指低水,下同), F_1(s) (s指高水,下同), ♀(g), ♀(s), ♂(g), ♂(s)。父、母本和 F_1 代每处理各15盆(其中5盆用于收获期测产,其余用于生育期内生理指标和根系形态指标的测定),3盆对照(无植株,用以计算空白土面的蒸发),共计93盆。另外每处理多种3盆,用于生育期内灌水的调整。盆栽试验在防雨盆下进行,9月27日收获。

1.3 蒸腾耗水量的测定及计算

用称重法。控水前(苗期)根据表层土壤干湿情况加水,每次各处理加等量的水。从控水期开始,每日加水一次,每次加水到各处理相应的计算值,(如75%±5%水分处理应加水= 桶中总干土重×25.64%×75%±5%),称重值与计算值间差值即为日蒸腾耗水量。生育期蒸腾耗水量为生育期内日蒸腾耗水量之和。控水过程中,每5d根据不同处理地上部生物量的不同进行一次调水,即在公式中把地上部生物量的净增加值减去,同时测试植株叶水势值(用美国产3005型压力室水势仪测定上部第1片完全展开的功能叶),观察同水分水平下不同品种的水分状况是否相同,即验证它们实际受到的水分胁迫是否相同。如果存在差异,根据叶水势的差异换算成相应的水量,及时进行调整。

1.4　叶片气体交换参数的测定

在灌浆期用 CI-301(CID)型光合作用测定系统测定叶片气孔导度、净光合速率、蒸腾速率等参数, 测定的叶片为植株上部第 1 片完全展开的功能叶。

1.5　根系形态特征的测定

在灌浆晚期, 收获期前(保证根系仍具有一定的活力), 每处理选 5 盆进行冲根。冲根在自制的冲根池中由两步冲洗完成。先在孔径为 1mm 的尼龙网筛上冲桶土, 冲下的泥水和桶土再一起过细纱布, 用干净水反复冲洗纱布, 直到泥土完全除去为止。收集纱布上的细根和毛根, 这样细根和毛根的损失可忽略不计。洗出根系后用 5% 的甲苯胺蓝染色在 CI-400 根系图象分析系统(Image analysis Software, CID, Inc Vancouver, WA)上测定总根长和根系表面积。手工计算每层节根数, 用测微尺测量节根的直径。在 75℃下烘干测干重。

1.6　水分利用效率的计算

本文采用产量水分利用效率, 用籽粒产量与生育期蒸腾耗水量之比表示。

所有数据都用 Microsoft excel 和 SPSS 软件分析。

2　结果

2.1　3 个玉米品种生育期耗水总量和产量的变化

由图 1 看出, 无论是在土壤含水量为田间持水量的 75% ±5% 的高水情况下, 还是在 40% ±5% 的低水情况下, F_1 代的产量显著高于其它 2 个品种($p < 0.01$)。而图 1 表示, 在两种水分条件下, F_1 代的生育期耗水量与其他 2 个品种差别不显著。可见 F_1 代用几乎相同的水分生产出了高的多产量, 即具有高的产量水分利用效率。而其他 2 个品种无论是在高水还是低水条件下, 产量有差别, 表现为父本> 母本, 但差别不显著。生育期耗水量主要与水分处理有关, 而品种间差别不显著。表现为两种水分处理下, F_1 代的耗水量略大于父本和母本, 而后二者近似相等, 但所有品种高水处理下的耗水量几乎是低水下的 2 倍。从中可以得出, 对所有的品种, 高的蒸腾耗水是获得高产的保证, 但等量的耗水所获得的经济产量品种间具有显著差异。对于产量水分利用效率($Y\text{-}WUE$), 不论是品种间还是处理间, 其差别均达到极显著水平($p < 0.01$)。两水分处理下, 产量水分利用效率均以杂交种 F_1 代为最高。与高水处理相比, 低水处理下 3 品种产量水分利用效率总趋势均降低, 但与其它两品种相比, F_1(g)仍维持较高的产量水分利用效率。

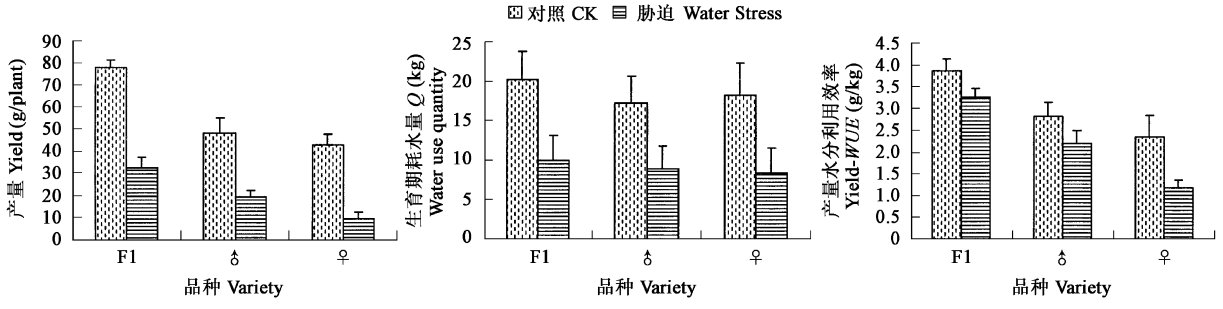

图 1　3 个玉米品种在两种水分条件下的生长指标

Fig. 1　The index of three maize varieties under two water conditions

2.2　3 个玉米品种根系形态特征的变化

图 2 表示, 低水处理下, 玉米根系干物质重、总根长和根系表面积均减小, 相应的根冠比增加。不同的是, 其它 2 品种在低水处理下, 根系总长度显著减小, 但 F_1(g)几乎维持和高水处理相同的根系总长度。根系表面积具有相似的趋势, 即低水处理下, ♂(g)、♀(g)2 个品种的根系表面积均降低, 但 F_1(g)维持较高的根系表面积, 这可能与其补偿吸水有一定的关系。但与高水处理相比, 低水处理下 F_1 代的根系干物质重显著降低, 说明对于干旱逆境的适应来说, 根长和表面积比绝对生物量更重要。

2.3　3 个玉米品种每层节根数、节根直径及长度的变化

图 3 表明, 与中下层根量相比, 母本与不抗旱的父本处于上层干土层中的根系数量明显较多, 且根系直径大。而抗旱品种 F_1 代上层根量维持不变或略高于不抗旱品种, 但中层和下层根系数量和长度显著高于不抗旱品种, 且根系直径小于不抗旱品种, 这样从多的根系数量和低的吸水阻力两方面保证了水分的吸收。

2.4　3 个玉米品种水分利用效率和根系特性间的关系

图 4 表示, 根系表面积、生物量、总根长和产量水分利用效率间均具有显著的相关性, 但相关程度不同, 从大到小的顺序为:

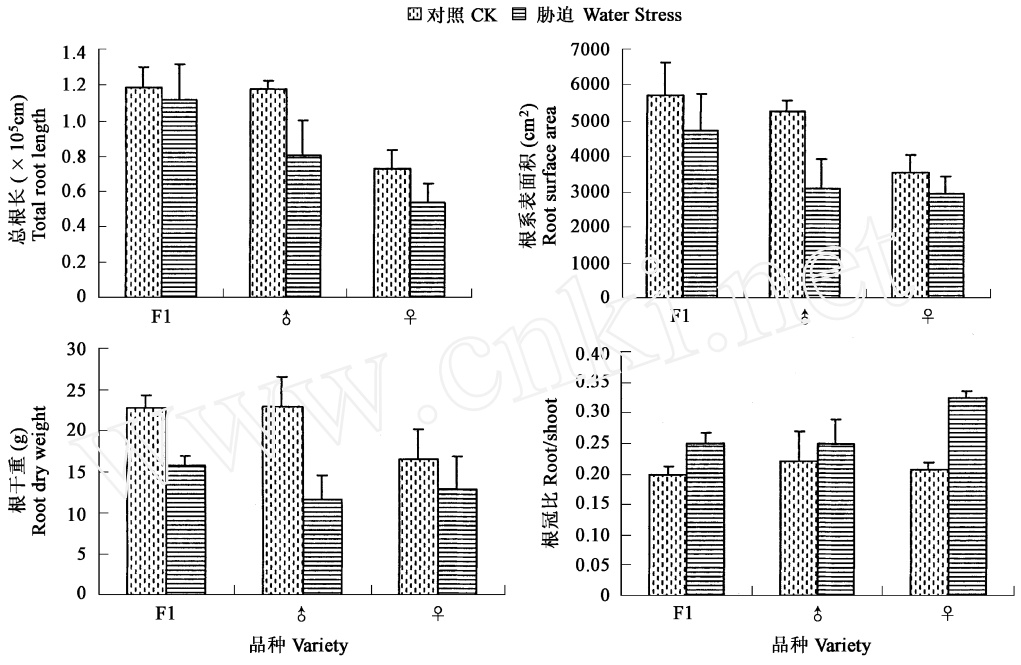

图 2 两种水分条件下 3 个玉米品种根系形态特征的变化

Fig. 2 Root traits for three maize varieties under two water conditions Each bar is the mean of five replicates with standard error (SE)

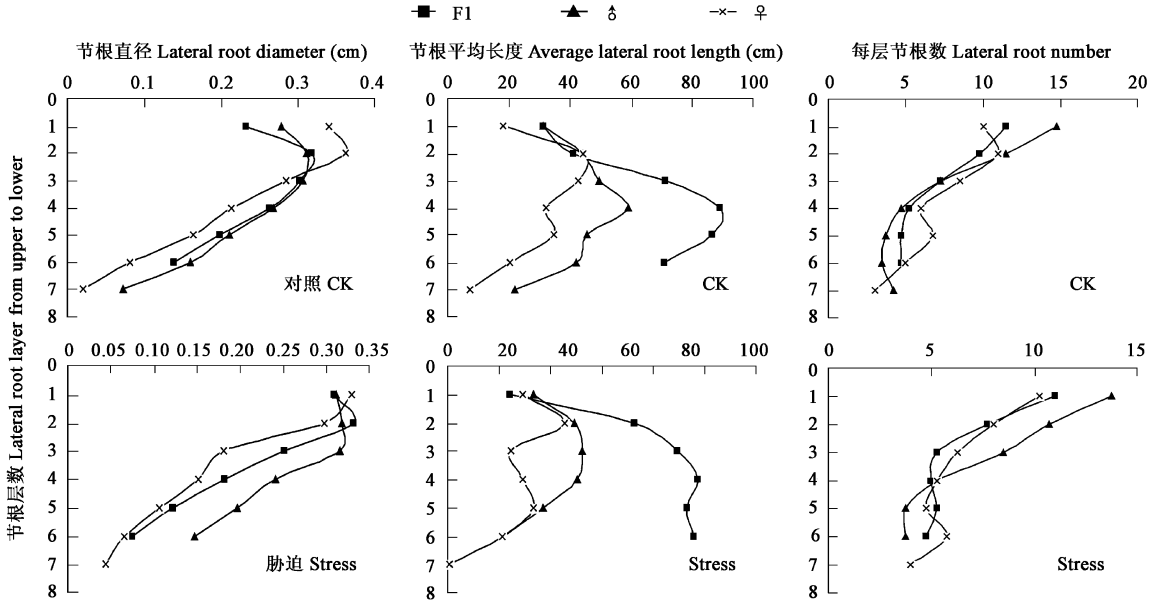

图 3 两种水分条件下 3 个玉米品种每层节根数、节根直径及长度的变化

Fig. 3 The Diameter, Length and number of lateral roots for every layer along root system axis under CK water stress treatments (from upper layer to lower layer). Each value was the mean of five replicates

总根长(r= 0.9312, p< 0.01) > **根系表面积**(r= 0.9055, p< 0.01) > **根系干物质重** (r= 0.7141, p< 0.05), **变化趋势近似相同**, 3 **个根系性状相对于水分利用效率均存在一个适宜的数值。在** 2000～5000cm² **范围内, 随着根系表面积的增加, 植物水分利用效率也增加, 在根系表面积**= 4713.554 cm² **时达到最大, 当表面积大于** 5000 cm² **时, 水分利用效率开始下降。同样, 在总根长** = 1.118×105cm, **根系干物质重**= 22.761g **时, 水分利用效率分别出现峰值, 以后又逐渐下降。**

3　讨论

在盆栽条件下, 虽然根系的生长受到一定程度的限制, 根系特征参数绝对值和田间条件下相比存在显著的差异, 但处理间的相对值不受生长空间的影响。如玉米节根的层数主要与品种及处理有关, 而与土体积无关, 本试验在盆栽条件下得到的根系层数与鄂玉江等人在大田玉米上得到的数值相一致[17]。从控水自身来说, 盆栽称重法是目前为止比较准确且简便易行的方法。

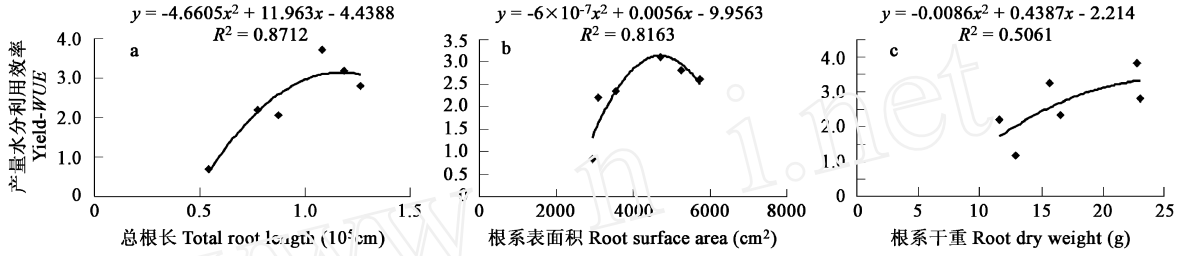

图 4　3 个玉米品种水分利用效率和根系特性的关系

Fig. 4　The relation between *Y-WUE* and root traits

本研究表明, 玉米根系形态特性(总根长、根系表面积和根系干物质重)与植物整体水分利用效率间具有显著或极显著的相关性, 回归曲线趋势基本相同, 均呈二次曲线关系(图 4), 只是相关系数不同。即当根系生物量、总根长和表面积相对较小时, 随着生物量、总根长和表面积的增加, 产量水分利用效率也增大。但当这些值增加到一定程度后, 产量水分利用效率开始下降。说明从提高水分利用效率来说, 根系需要维持适宜的大小。其中根长对水分利用效率的贡献是第一位的, 而根系干物质重的贡献最小, 根系表面积介于二者之间。这可能是在长期的人工驯化过程中, 作物根系形成的一种对干旱逆境的适应机制, 从而解决了产量构成和水分利用上的矛盾。可见传统的根系越大、越密、越深抗旱性越强是不全面的, 从产量和水分利用上的优化来说, 作物的根系必须有一个适宜的大小。而此时空间构型似乎比单纯大小对植物维持高的水分利用效率更有意义。

杂交种户单四号在干旱条件下其总根长和表面积显著大于其它两个品种, 而根系干物质重差异不显著(图 2), 这与其具有高的产量水分利用效率相吻合(图 1), 也与其高度抗旱相一致。空间分布研究表明, 这种差异主要是由于杂交种在干旱条件下上层根量维持不变, 或略高于不抗旱品种, 但中层和下层根系数量和长度明显高于不抗旱品种, 且根系直径小于不抗旱品种。相反, 与中下层根量相比, 母本与不抗旱的父本处于上层干土中的根系数量明显较多, 且根系直径大 (图 3)。已经证明单根的吸水速率与单根直径成反比, 因此细根在植物抵抗干旱和维持水分胁迫下植物的功能中起着重要的作用。可见户单四号在干旱条件下高的总根长和表面积主要是由于中下层根量和数目多的缘故, 这样从多的有效根系数量和低的吸水阻力两方面保证了水分的吸收。

在正常供水条件下, 玉米上层根系(发育晚, 生育期短)数目多, 代谢活性强, 比表面积(RA)大, 对产量的贡献也大[17]。但在旱作条件下, 上层土壤经常出现水分亏缺, 活性吸收面积自然转移到下层根系上, 从空间位置上若下层根系数目多, 且长, 则更易得到深层土壤中的水分[18~20]。另外, 根据根源信号理论, 若干旱条件下处于上层干土中的根系太多, 则传递到地上部的逆境信号太多太强, 势必影响地上部的生物产量, 进而影响经济产量[6, 9]。第二, 已有研究表明, 为了避免群体间对水肥和土壤空间的竞争(即群体效应)[14, 21], 玉米品种在长期的进化过程中形成了"横向紧缩, 纵向延伸"的紧凑型根系特征[22]。第三是根系的代谢活力问题, 就是说是活性根的数目和大小而非整个根系的大小决定了作物的经济产量, 断根试验很好的证明了这一点[10]。

总之, 为了保证在干旱逆境下捕获最大限度的水源, 并以最少量的水分消耗而获得最高的产量, 作物必须优化自身的根系结构。在形态上主要是增加总根长而非根干重, 即增加单位重量上的根系长度。而在空间分布上主要是增加中下层而非上层根系的长度和数目, 减小根系的直径, 即主要是增加细根的长度和数目实现的。

References:

[1] Shan L. The physio-ecology of crop draught resistance and dryland farming. In: Shan Lun and Chen Pei-Yuan ed. *The physio-ecological basis of dryland farming*. Beijing: Science Press, 1998. 1~7.

[2] Shan L. Advances in improvement of crop drought resistance and Water Use efficiency. In: Zou Q and Wang X C, eds. *Physiological advances in crop higher yield and higher efficiency*. Beijing: Science Press, 1994. 258~268.

[3] Luo Y P. Water use efficiency of crop plants. In: Zou Q and Wang X C, eds. *Physiological advance of crops higher yield and higher efficiency*. Beijing: Science Press, 1994. 201~210.

[4] Chaves M M, Maroco J P and Pereira J S. Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant. *Functional Plant*

Biology, 2003, **30**: 239～264.

[5] Liang B M, Sharp R E, and Baskin T I. Regulation of growth anisotropy in well-watered and water-stressed maize roots Ⅰ. Spatial distribution of longitudinal, radial, and tangential expansion rates. *Plant Physiol*, 1997, **115**: 101～111.

[6] Davies W J, Wilkinson S and Loveys B. Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. *New Phytologist*, 2002, **153**: 449～460.

[7] Bruce W B, Edmeades G O, Barker T C. Molecular and physiological approaches to maize improvement for draught tolerance. *J Exp Bot*, 2002, **53**(366): 13～25.

[8] Lynch J. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiology*, 1995, **109**: 7～13.

[9] Wilkinson S, Davies W J. ABA-based chemical signaling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, Cell and Environment*, 2002, **25**: 195～210.

[10] Blum A and Sullivan C Y. The effect of plant size on wheat response to agents of drought stress Ⅰ. Root drying. *Aust J Plant Physiol*, 1997, **24**: 35～41.

[11] O'Toole J C, Bland W L. Genotypic variation in crop plant root systems. *Adv Agron*, 1987, **41**: 91～145.

[12] Passioura JB. Root and drought resistance. *AgriWaterManag*, 1983, **7**: 265～280.

[13] Li H, Zhang D Y. Primarily study on root system characteristic and root system growth redundancy of spring wheat in semi-arid area. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, **10**(1): 26～30.

[14] Rajaniemi T K, Allison V J, Goldberg D E. Root competition can cause a decline in diversity with increased productivity. *Journal of Ecology*, 2003, **91**: 407～416.

[15] Turner N C. Water use efficiency of crop plants: potential for improvement. In: Buxton DR, *et al*. eds. *International Crop Science I*. 1993. 75～82.

[16] Zhang Z B, Shan L. Comparsion study on water use efficiency of wheat flag leaf, *Chinese Science Bulletin*, 1998, **43**(14): 1205～1210.

[17] E Y J, Dai J Y, Gu W L. Studies on the relationship between root growth and yield in Maize (*Zea Mayz* L.). *Acta Agronomica Sinica*, 1988, **14**(2): 149～154.

[18] Asseng S, Ritchie J T, Smucker A J M, *et al*. Root growth and water uptake during water deficit and recovering in wheat. *Plant and Soil*, 1998, **201**: 265～273.

[19] Eapen D, Barroso M L, Ponce G, *et al*. Hydrotropism: root growth responses to water. *Trends Plant Sci*, 2005, **10**(1): 44～50.

[20] Jackson R B, Sperry J S, Dawson T E. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends Plant Sci*, 2000, **5**: 482～488.

[21] Casper B B, Jackson R B. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, **28**: 545～570.

[22] Wang K J, Zheng H J, Liu K C, *et al*. Evolution of maize root distribution in space-time during maize varieties replacing in China. *Acta Phytoeclogica Sinica*, 2001, **25**(4): 472～475.

参考文献:

[1] **山仑 作物抗旱生理生态与旱地农业 见: 山仑, 陈陪元主编 旱地农业生理生态基础 北京: 科学出版社**, 1998. 1～7.

[2] **山仑 改善作物抗旱性及水分利用效率研究进展 见: 邹琦, 王学臣主编 作物高产高效生理学研究进展 北京: 科学出版社**, 1994. 258～268.

[3] **罗远培 作物水分利用效率 见邹琦, 王学臣主编 作物高产高效生理学研究进展 北京: 科学出版社**, 1994. 201～210.

[13] **李话, 张大勇 半干旱地区春小麦根系特征及其根系生长冗余的研究 应用生态学报**, 1999, **10**(1): 26～30.

[17] **鄂玉江, 戴俊英, 顾慰连 玉米根系的生长规律及其与产量关系的研究 作物学报**, 1988, **14**(2): 149～154.

[22] **王空军, 郑洪建, 刘开昌, 等 我国玉米品种更替过程中根系时空分布特性的演变 植物生态学报**, 2001, **25**(4): 472～475.