DOI: 10.5846/stxb201409181852
张旭东,王智威,韩清芳,王子煜,闵安成,贾志宽,聂俊峰.玉米早期根系构型及其生理特性对土壤水分的响应.生态学报,2016,36(10): - .
Zhang X D, Wang Z W, Han Q F, Wang Z Y, Min A C, Jia Z K, Nie J F.Effects of water stress on the root structure and physiological characteristics of early-stage maize.Acta Ecologica Sinica,2016,36(10): - .

玉米早期根系构型及其生理特性对土壤水分的响应

张旭东[1,2],王智威[1,2],韩清芳[1,2,*],王子煜[1,2],闵安成[1,2],贾志宽[1,2],聂俊峰[1,2]
1 西北农林科技大学农学院/农业部西北黄土高原作物生理生态与耕作重点实验室,杨凌　712100
2 西北农林科技大学中国旱区节水农业研究院/旱区作物高效用水工程实验室,杨凌　712100

摘要:为了探明玉米早期根系结构及其对土壤水分的生理响应,揭示玉米幼苗的抗旱机理,以蠡玉 18 为材料,采用盆栽试验,设置轻度胁迫(LS)、中度胁迫(MS)、重度胁迫(SS)和正常供水(CK)4 个水分处理,系统研究从播种开始持续水分处理对夏玉米苗期根系形态结构及活力、保护酶系统及生理调节物质的影响。结果表明:随着水分胁迫程度的加剧,玉米根长、根表面积、根体积和根干重等各形态指标较 CK 下降幅度逐渐增大,不同水分胁迫使夏玉米苗期根系结构存在差异。轻度和中度胁迫显著增加了细根(0.05—0.25 mm)根长和根表面积比例,重度水分胁迫显著降低粗根(>0.50 mm)根长与根表面积比例。玉米苗期根冠比、根系活力和丙二醛(MDA)含量随水分胁迫程度的增强而上升,随着胁迫时间的延长,根冠比逐渐降低。根系可溶性蛋白含量随土壤水分含量的下降而下降,MS、SS 处理较 CK 显著降低($P<0.05$)。夏玉米根系中 SOD 对水分胁迫较 CAT、POD 更敏感,轻度水分胁迫下主要依赖 CAT、中度水分胁迫下主要依赖 POD、重度水分胁迫下主要依赖 SOD 来降低氧化伤害;且重度胁迫下,随着胁迫时间的延长保护酶活性下降。苗期玉米通过增加根冠比、增强根系活力和不同保护酶活性及降低可溶性蛋白等渗透调节物质来协同减少水分胁迫的危害。

关键词:水分胁迫;玉米;根系;构型;生理特性

Effects of water stress on the root structure and physiological characteristics of early-stage maize

ZHANG Xudong[1,2], WANG Zhiwei[1,2], HAN Qingfang[1,2,*], WANG Ziyu[1,2], MIN Ancheng[1,2], JIA Zhikuan[1,2], NIE Junfeng[1,2]
1 *Collage of Agronomy, Northwest A&F University/ Key Laboratory of Crop Physiology and ecology and Tillage in Northwestern loess Plateau, Minister of Agriculture, Yangling* 712100, *China*
2 *Institute of Water-saving Agriculture Research in Chinese Arid Areas, Northwest A&F University/ Engineering Laboratory of Crop Effectively Using Water, Yang ling* 712100, *China*

Abstract: As the third major grain crops behind the wheat and rice, maize (*Zea mays* L.) plays an important role in the source of food and industrial raw materials. In arid and semi-arid regions of northwest China, the abundant solar energy provide a tremendous potential of maize yields, but it is out of harmony with rainfall resource insufficient, especially in the early-stage (sprout and seedling stages) of summer maize. As a plant organ in absorbing soil water and minerals, crop roots could change the distribution, structure, and protective enzyme contents to responding the drought stress. However, little is known about how these indexes affect the plant ability comprehensively. To study the effects of sustained water stress on maize root structure and physiological characteristics, and reveal the drought resistance mechanism for early-stage (sprout

基金项目:公益性行业(农业)科研专项(201303104);国家 863 课题(2013AA102902);"十二五"国家科技支撑计划课题(2012BAD09B03);高等学校学科创新引智计划(No.B12007)
收稿日期:2014-09-18;　　**网络出版日期**:2015-00-00
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: hanqf88@ 126.com

and seedling stages) of summer maize. a maize (Li yu 18) pot experiment contains four water treatments was conducted: (i) mild water stress (LS, 70% of the field moisture capacity); (ii) moderate water stress (MS, 50% the of field moisture capacity); (iii) severe water stress (SS, 30% of the field moisture capacity); (iv) and normal water supply (CK, 85% of the field moisture capacity) as the control. The results showed that the biomasses of aboveground part and root were both significantly ($P<0.05$) decreased under water stress treatments in seedling stage of summer maize, and root structure also significantly ($P<0.05$) difference. And the length, surface area, volume, and dry weight of maize root were all decreased with the increase of water stress. Compared with CK, fine root length (diameter, 0.05 - 0.25 mm) and root surface area ratio significantly ($P<0.05$) increased in LS and MS, and thick root length (diameter > 0.50 mm) and root surface area ratio decreased in SS. Root-shoot ratio, root activity, and malondialdehyde content increased with the increase of water stress, which could improve the drought resistance of crops. The crop allocated more photosynthetic product to the roots to relieve the long time water stress, so the root-shoot ratio decreased with the extending of stress time. Compared with CK, the soluble protein content of maize root under MS and SS treatments was significantly ($P<0.05$) decreased with a reduction of soil moisture in seedling stage, which may be attributed to the protein synthesis was limited by the water stress. The results also showed that the protective enzyme activity of maize root increased by the soil water stress to reduced the damage of the active oxygen accumulation. The superoxide dismutase (SOD) of summer maize root was more sensitive to soil water stress than catalase (CAT) and peroxidase (POD), and the root reduced the oxidative damage mainly depend on CAT under LS, POD under MS, and SOD under SS. Under the SS, the enzyme activity of maize root decreased with the extending of stress time. In general, for early-stage (sprout and seedling stages) of summer maize, the adverse effects of water stress can be reduced comprehensively by the increased of root-shoot ratio, improved of root and protective enzyme activity, and decreased the amount of osmotic regulation substances (i.e. soluble protein).

Key Words: water stress; maize; root; structure; physiological characteristics

在干旱半干旱地区,玉米的光热资源增产潜力巨大,近年来种植面积增加速度很快,但玉米是耗水量较大、对水分胁迫敏感的作物之一[1],该区域干旱是导致玉米减产的主要因素[2],尤其是玉米播种期受干旱气候的影响,常导致无法正常播种或播种后出苗质量差。干旱可使玉米减产 25%—30%,严重年份部分地区甚至造成绝收[3]。玉米从萌发到出苗这一阶段虽然需水仅占终生总需水量的 3.1%—6.1%,但这一时期对水分的反应却最为敏感[4]。此时遭遇干旱胁迫易导致玉米幼苗发育不良,常造成保苗率低和群体不健全[5],影响后期的生长和产量[6]。关于水分胁迫下玉米形态和生理生化的变化,迄今已展开的水分胁迫对玉米各生育期根叶保护酶、膜质过氧化产物、苗期的根冠比、根长、根直径及根的分布等的影响[7-14],以及干旱胁迫对根冠比的影响研究[8-9],从一个生长阶段或生长、生理一个方面做了大量工作,但玉米植株系统综合的应对干旱反应尚不明确,对玉米从播种、萌发到苗期持续水分胁迫的研究较少。

根是植物中影响产量的重要器官,根形态决定了植物获得的土地资源[15],其形态和空间分布是影响养分吸收的重要因素[16],因直接与土壤接触,更易对土壤环境做出反应[17]。根系形态学上对水分亏缺的响应对植物的生存以及生产力都具有至关重要的作用[17-20],其生长特性与地上部器官的生长发育、光合作用具有极大的相关性[21-22]。并且玉米根系对干旱胁迫会产生一系列的生理响应,如质膜透性上升,根系活力下降[23],且丙二醛(MDA)含量随着胁迫程度加深和胁迫时间延长明显增加[24],可溶性蛋白含量减少[13,25]。根系对农作物植株构建至关重要,其所具有的吸水能力对玉米早期生长及耐旱能力的发挥起重要作用[26]。土壤干旱使玉米幼苗生长受到明显的抑制[27],研究干旱条件下根系的形态及生理变化对指导玉米的节水栽培和抗旱种质评价及其应用具有重要意义。

WinRHIZO (version 4.0b, Canada 2000)根系分析软件能简便准确地获得根系的各项重要参数,并能对根系进行直径分级研究[28]。本研究利用该方法,通过测定不同水分胁迫下玉米苗期根系结构性状、根冠比和根

系活力,结合丙二醛、可溶性蛋白含量以及 3 种保护酶活性的变化,探讨苗期水分胁迫对夏玉米根系结构及生理特性的影响,以期为揭示玉米幼苗的抗旱机理提供理论依据,为玉米抗旱资源的鉴选及旱地栽培研究提供参考。

1　材料与方法

1.1　试验设计

试验在西北农林科技大学中国旱区节水农业研究院抗旱棚进行。自播种(2011 年 6 月中旬)开始,至正常供水处理七叶期结束。设 4 个水分处理:正常供水(Normal water supply,CK)、轻度干旱(Mild water stress,LS)、中度干旱(Moderate water stress,MS)和重度干旱(Severe water stress,SS),其土壤含水量分别为土壤田间持水量(28.5%)的 85%±5%、70%±5%、50%±5%和 30%±5%。采用盆栽试验,用上口径 26 cm、下口径 18 cm,高 17 cm 的塑胶盆,盆底铺 1 cm 砂子,分别装入 4 kg(折算干土重)的塿土(有机质含量 12.69 g/kg,全氮 0.728 g/kg,容重 1.29g/cm^3),按每公斤土混入磷酸二氢钾 0.15 g 和尿素 0.2 g 作为底肥。供试玉米品种为蠡玉 18,每盆播种 5 粒种子,每处理 50 盆。称重法控制不同处理土壤水分条件恒定。播种后每隔 1 天于下午 18:00称重,通过预先埋入盆栽土壤中部的 PVC 管补充失去的水分,使各处理保持设定的土壤含水量。

1.2　测定指标与方法

各处理于播种后第 11、15、20、25 d 分别进行全植株取样,每次取样 3 次重复,每个重复取样 6 株。将冲洗干净的根、冠分开,3 株用液氮速冻后放置超低温冰箱中,用于生理指标测定;另 3 株放入恒温箱中 105 ℃杀青 15 min,80 ℃烘至恒重并分别称重,计算根冠比。

生理指标的具体测定:根系活力测定采用 TTC 法[29];MDA 含量采用硫代巴比妥酸法[29]测定;可溶性蛋白含量采用考马氏亮蓝染色法[29]测定;SOD 活性测定参考高俊凤[29]的研究方法,以反应抑制氮蓝四唑(NBT)光氧化还原 50%的酶量为一个酶活力单位;POD 活性测定采用愈创木酚比色法[30];CAT 活性测定采用紫外分光光度法[29]。

玉米播种 1 个月左右,取样测定根系形态指标,每处理取样 3 次重复,每个重复取样 5 株。根用水冲洗法,即先注水入盆栽土中,待土变得松散后倒入水池,用水轻冲洗出根系,应用 WinRHIZO 根系分析系统(Regent Instruments Inc. WinRHIZO Pro 2007d)进行分析测定。将根系分多次放进装有 4—5 mm 清水的树脂玻璃槽内完全展开,用双面光源扫描仪(EPSON)扫描得到根系图片,应用 WinRHIZO 软件进行数字化处理,定量分析总根长(RL)、根表面积(SA)和根体积(RV),并根据直径范围将根系划分为细根(0.05—0.25 mm)、中等根(0.25—0.50 mm)和粗根(>0.50 mm)3 个等级,分析根系类型结构。

1.3　数据分析

数据均以平均数±标准误表示,采用 DPS7.05 软件进行方差分析。

2　结果与分析

2.1　水分胁迫对玉米出苗的影响

玉米苗期遭遇干旱胁迫,导致其幼苗发育不良,常造成保苗率低和群体不健全[5]。由表 1 可知,水分胁迫推迟了玉米出苗的时间,随着胁迫程度的加剧,中度、重度胁迫处理表现出明显的萌发滞后,但并未影响萌发出苗。

2.2　水分胁迫对玉米苗期生物量的影响

水分胁迫使玉米苗期地上部和根系的生物量下降,且随着胁迫天数的增加,生物量下降幅度增加(图 1-A,B)。播后 11—25 d,LS、MS 和 SS 处理的地上部干重分别较对照减少了($P<0.05$)22.0%—43.7%、38.5%—63.1%和 66.1%—81.3%,根干重分别减少了($P<0.05$)9.2%—40.0%、15.4%—49.3%和 6.7%—65.3%,地上部生物量下降幅度大于根系生物量。播后 25 d 内地上部干重均表现为 CK> LS> MS> SS,而根干重在播后 25 d

才表现出同样的结果。这种结果出现的原因可能是,在水分胁迫的 20 d 内,为了增加根系的吸收能力,光合产物优先分配给根系,维持其功能的发挥,但同时这种增加受地上部的约束。根系的增加也使地上部生长受到相对抑制,降低光合能力,使植株整体光合累积物受限。

表 1 不同水分胁迫对玉米出苗的影响

Table 1 Effects of emergence in maize under different water treatments

处理 Treatment	出苗情况 Emergence of status	出苗时间 Emergence of time	取样时叶龄 leaf age			
			11 d	15 d	20 d	25 d
CK	整齐,健壮	播后 2—3 d	三叶	四叶期	五叶期	六叶期
LS	整齐,健壮	播后 3—4 d	三叶期	四叶期	五叶期	六叶期
MS	较整齐,较健壮	播后 4—5 d	二叶一心	三叶一心	四叶一心	五叶一心
SS	较整齐,瘦弱	播后 7—8 d	二叶期	三叶期	三叶一心	四叶期

CK:正常供水 Normal water supply;LS:轻度干旱 Mild water stress;MS:中度干旱 Moderate water stress;SS:重度干旱:Severe water stress

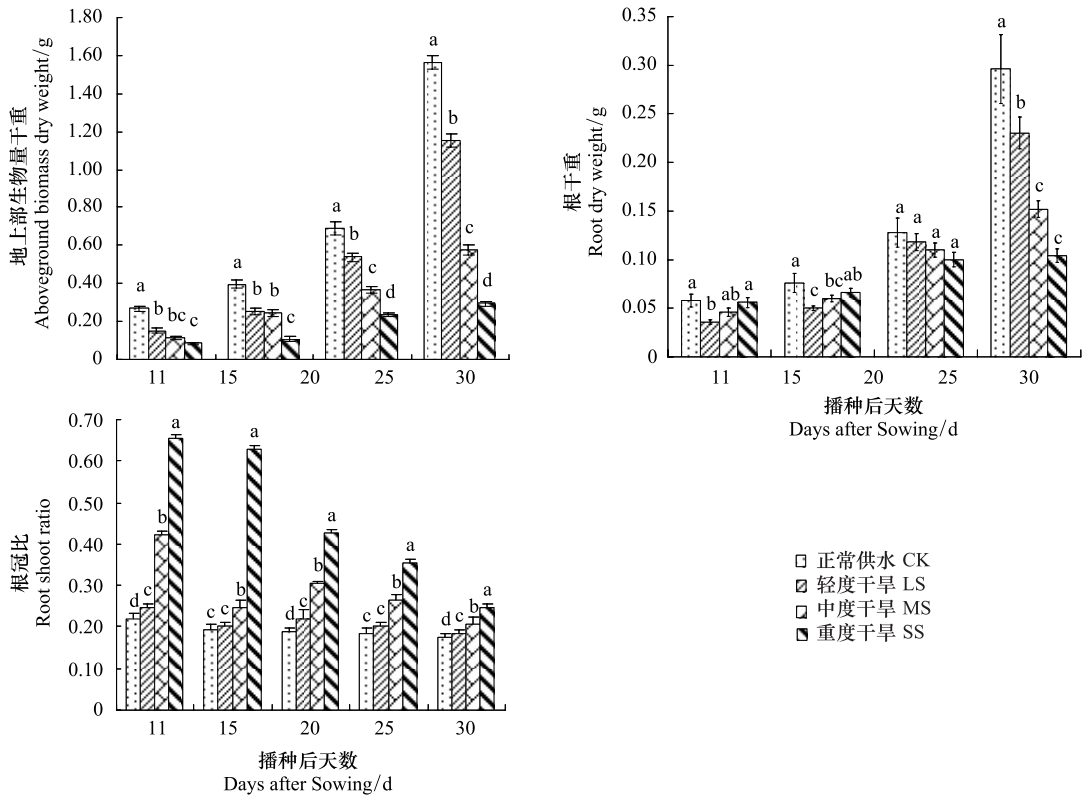

图 1 不同水分胁迫下玉米苗期地上部干重(A)、根干重(B)及根冠比(C)的动态

Fig.1 Dynamics of above ground biomass (A), root dry weight (B) and root shoot ratio (C) of maize seedlings under different water treatments

CK:正常供水 Normal water supply;LS:轻度干旱 Mild water stress;MS:中度干旱 Moderate water stress;SS:重度干旱 Severe water stress

根冠比是反映地下部和地上部生长的重要指标,光合产物向根系供给的增加,会影响地上部的生长,使根冠比增大。玉米苗期根冠比随水分胁迫程度的增强而增加,随着胁迫天数的增加呈下降趋势(图 1-C)。胁迫初期,植物通过增加根系相对生长量来适应水分胁迫条件,根冠比迅速增加。播后 25 d 内,MS、SS 根冠比均显著高于 CK。苗期持续不同水分胁迫处理根冠比的变化表明,LS 对玉米地上部和根系生长影响的较为一致,而 MS 和 SS 通过增加光合产物向根系的分配,来增强根系吸收能力以适应干旱胁迫,对地上部的生长抑制作用更强,降低了玉米的地上生长量。

2.3　持续不同水分胁迫对玉米苗期根系形态的影响

持续 1 个月的不同水分处理后(7 月中旬),水分胁迫处理的根长、根表面积、根体积均较 CK 显著降低(LS 根长除外)(表 2)($P<0.05$),随着水分胁迫程度的加剧,各根系形态指标较 CK 下降幅度逐渐增大。LS 处理玉米幼苗根长、根表面积、根体积下降的幅度在 7.8%—31.4%之间;MS 处理玉米幼苗根系各项指标下降的幅度达到 51.0%—68.7%;SS 对根系生长的影响进一步加强,根系各项指标的下降幅度在 88.1%—95.0%之间。

表 2　不同水分胁迫对玉米苗期根系形态的影响

Table 2　Effects of root morphology in maize seedling under different water treatments

处理 Treatments	根长/cm Root length	根表面积/cm^2 Root surface area	根体积/ cm^3 Root volume
CK	3506±126 a	1092±60 a	27.6±2.9 a
LS	3234±100 a	749±31 b	14.0±1.1 b
MS	1717±168 b	433±36 c	8.7±0.8 c
SS	335±21 c	76±5 d	1.4±0.1 d

同一列内不同小写字母表示不同水分处理在 $P<0.05$ 水平下差异显著

2.4　水分胁迫对不同径级根系长度和表面积的影响

根长反映了根系的延伸范围,根系扩展延伸有利于吸收更大范围土壤的水分和养分。不同水分条件下,玉米苗期不同径级根系长度均表现为细根(直径 0.05—0.25 mm)>中等根(直径 0.25—0.50 mm)>粗根(直径 >0.50 mm)。MS 和 SS 处理使 3 种根系的根长均显著减少($P<0.05$),LS 处理与 CK 的根长差异不显著。MS 处理使细根根长减少 38.8%,中等根和粗根减少的幅度为 57.3%和 61.9%;SS 处理使细根根长减少 89.5%,中等根和粗根减少的幅度为 89.3%和 93.1%。LS 和 MS 水分胁迫处理均显著增加了细根比例,而对中等根和粗根所占比例的影响不显著(表 3);SS 处理显著降低了粗根所占比例。

表 3　不同水分胁迫对玉米幼苗不同径级根系长度及其比例的影响

Table 3　Effects of Root length and its composition of proportion in maize seedling under different water treatments

处理 Treatments	根长 Root length/cm			占总根长比例 Ratio/%		
	0.05—0.25 mm	0.25—0.50 mm	>0.50 mm	0.05—0.25 mm	0.25—0.50 mm	>0.50 mm
CK	1430± 65 a	1116±53 a	961±32 a	40.8±2.9 b	31.8± 2.1 a	27.4±0.9 a
LS	1672±54 a	896±31 a	666±51 a	51.7±1.4 a	27.7±1.1 a	20.6±1.6ab
MS	875± 67 b	476± 48 b	366±37 b	51.0±4.8a	27.7±3.7 a	21.3±2.7 ab
SS	149±13 c	120±6 c	66 ±3 c	44.5±4.1b	35.7±1.5 a	19.8±1.4 b

表 4　不同水分胁迫对玉米幼苗不同径级根系的根表面积及比例的影响

Table 4　Effects of Root surface area and its composition of proportion in maize seedling under different water treatments

处理 Treatments	根表面积 Root surface area/cm^2			占总根表面积比例 Ratio/%		
	0.05—0.25 mm	0.25—0.50 mm	>0.50 mm	0.05—0.25 mm	0.25—0.50 mm	>0.50 mm
CK	291±5 a	369±7 a	433±9 a	26.6±1.7 b	33.8±2.7 a	39.6±2.6 a
LS	327±2 a	199±4 b	224±12 b	43.6±0.9 a	26.5±1.1 b	29.9±3.2 b
MS	181 ±3 b	127±3 b	126±8 b	41.9±2.3 a	29.2±3.3 ab	29.0±5.1 b
SS	22±2 c	30±1 c	24±1 c	29.2±2.10 b	36.4±1.6 a	31.4±2.8 b

根表面积的增加扩大了植物与土壤的接触面,根表面积由根长和根直径共同决定。不同水分胁迫对不同细度根系表面积的影响与根长并不一致(表 4):MS 和 SS 处理的不同径级根系表面积均显著小于 CK 处理($P<0.05$),LS 处理较 CK 显著将降低了中等根和粗根表面积,细根表面积增加不显著。LS 和 MS 水分胁迫处理较 CK 均显著增加细根表面积比例、降低粗根表面积比例,SS(重度水分胁迫)处理显著降低粗根表面积占总

根表面积的比例。

2.5 水分胁迫对玉米苗期根系活力的影响

作物根系活力反映根系整体代谢的强弱,包括呼吸作用、氧化力、酶活性等,其大小与整个植株生命活动强度紧密相关[31]。水分胁迫使玉米苗期根系活力提高(图 2)。LS、MS、SS 根系活力均在第 20 d 达到最大值,分别显著高于($P<0.05$)CK 53.5%,159.2%,258.0%。MS、SS 苗期根系活力均极显著高于对照。玉米根系活力随着胁迫程度的增加而升高,随着胁迫天数的增加,表现出先增加后降低的趋势。

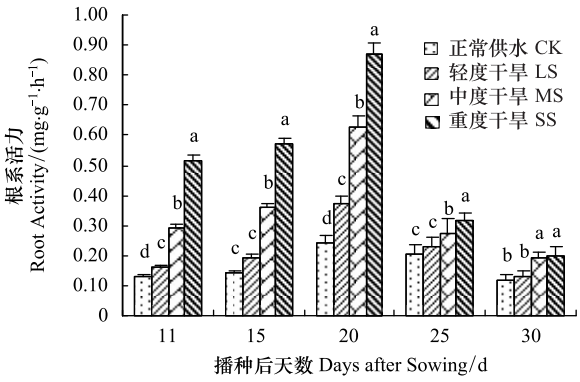

图 2 不同水分胁迫下玉米苗期根系活力的动态

Fig.2 Dynamics of root activity of maize seedling under different water treatments

2.6 水分胁迫对玉米苗期根系丙二醛含量的影响

丙二醛(MDA)是植物在逆境下遭受伤害脂膜过氧化最重要的产物之一。玉米在受到水分胁迫时,根系 MDA 含量均较充分供水处理有所增加(图 3-A),且水分胁迫越重,MDA 含量增加的越多,LS 的 MDA 含量在各个生育期增加的幅度为 0.06—0.26 倍,MS 增加的幅度为 0.38—0.74 倍,SS 增加的幅度为 0.45—1.01 倍。播后 25 d,各处理显著高于 CK($P<0.05$),SS 根系 MDA 含量比 CK 增加了 1.01 倍,达到 2.09 μmol/g FW;LS、MS 分别较 CK 增加了 0.26 和 0.74 倍。

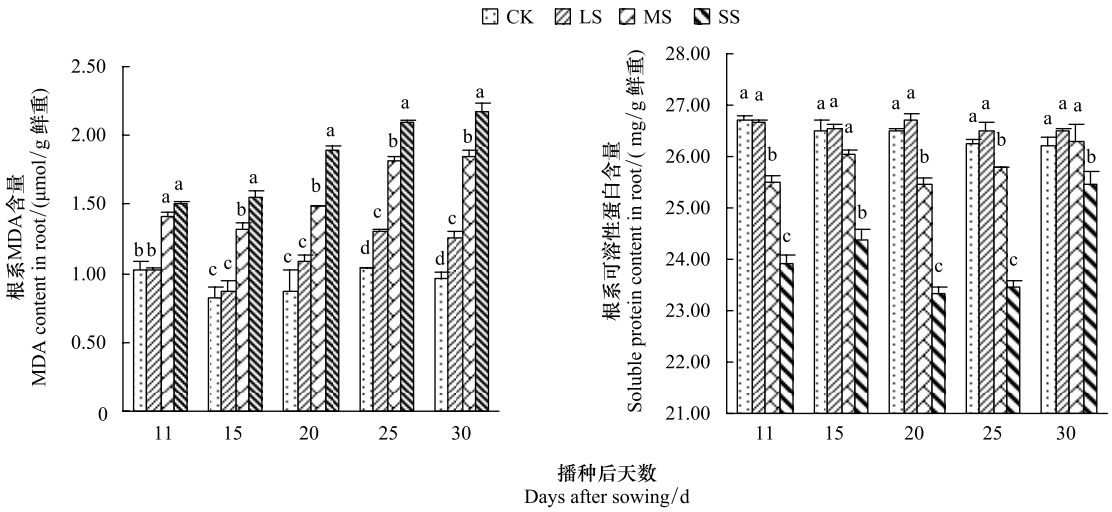

图 3 不同水分胁迫下玉米苗期的 MDA 含量(A)和可溶性蛋白含量(B)

Fig.3 MDA content (A) and Soluble protein (B) content of maize seedling under different water treatments

2.7 水分胁迫对玉米苗期根系可溶性蛋白含量的影响

高浓度的可溶性蛋白含量能使植物细胞维持较低的渗透势,从而抵抗水分胁迫给细胞造成的伤害[31]。不同水分胁迫下,根系可溶性蛋白含量 LS 处理与 CK 差异不显著;MS(播后 15 d 除外)、SS 可溶性蛋白含量均显著($P<0.05$)降低(图 3-B)。播后 11 d,CK 根系的可溶性蛋白含量为 26.70 mg/gFW,LS、MS 和 SS 的可溶性蛋白含量分别为 CK 的 99.8%、95.5%和 89.6%。MS 和 SS 在播后 15 d 达到最大值,分别为 26.05、24.37 mg/gFW;LS 在播后 20 d 达到最大值 26.70 mg/gFW。

2.8 水分胁迫对玉米苗期保护酶的影响

SOD、CAT 和 POD 均为生物体内重要的抗氧化酶,SOD 是生物体内清除自由基的首要物质,将超氧阴离子自由基转化为过氧化氢,接着由 CAT 和 POD 立即将过氧化氢分解为无害的水。各处理 SOD 活性在播后第 15 d 达到最大值,LS、MS、SS 分别较同期 CK 增加了 39.5%、9.2%和 8.6%(图 4-A)。LS 处理的 SOD 活性均显

著高于同期 CK(P<0.05)(播后第 25 d 除外);MS 除仅在第 20 d 显著高于同期 CK 外(P<0.05);SS 的 SOD 活性均与同期 CK 差异不显著。

LS 和 CK 处理的 CAT 活性与 SOD 趋势一致,在玉米苗期均呈现上升-下降-上升的变化趋势(图 4-B)。LS 的 CAT 活性均表现最高,播后 20、25 d 显著高于同期 CK(P<0.05)。MS 的 CAT 活性一直升高,在播后 25 d 与 CK 差异不显著。SS 的 CAT 活性在苗期呈降低趋势,且基本表现较低。

玉米苗期的 POD 活性在 LS 和 MS 处理下一直呈上升趋势,各处理在播后 15 d 内无显著差异(图 4-C)。MS、SS 在播后 20 d 达到最大值,分别较 CK 显著增加了 125.7%、96.8%(P<0.05),LS 较 CK 显著增加了38.4%(P<0.05)。播后第 25 d,各处理分别较 CK 显著降低了 39.0%,13.2%,46.5%(P<0.05)。

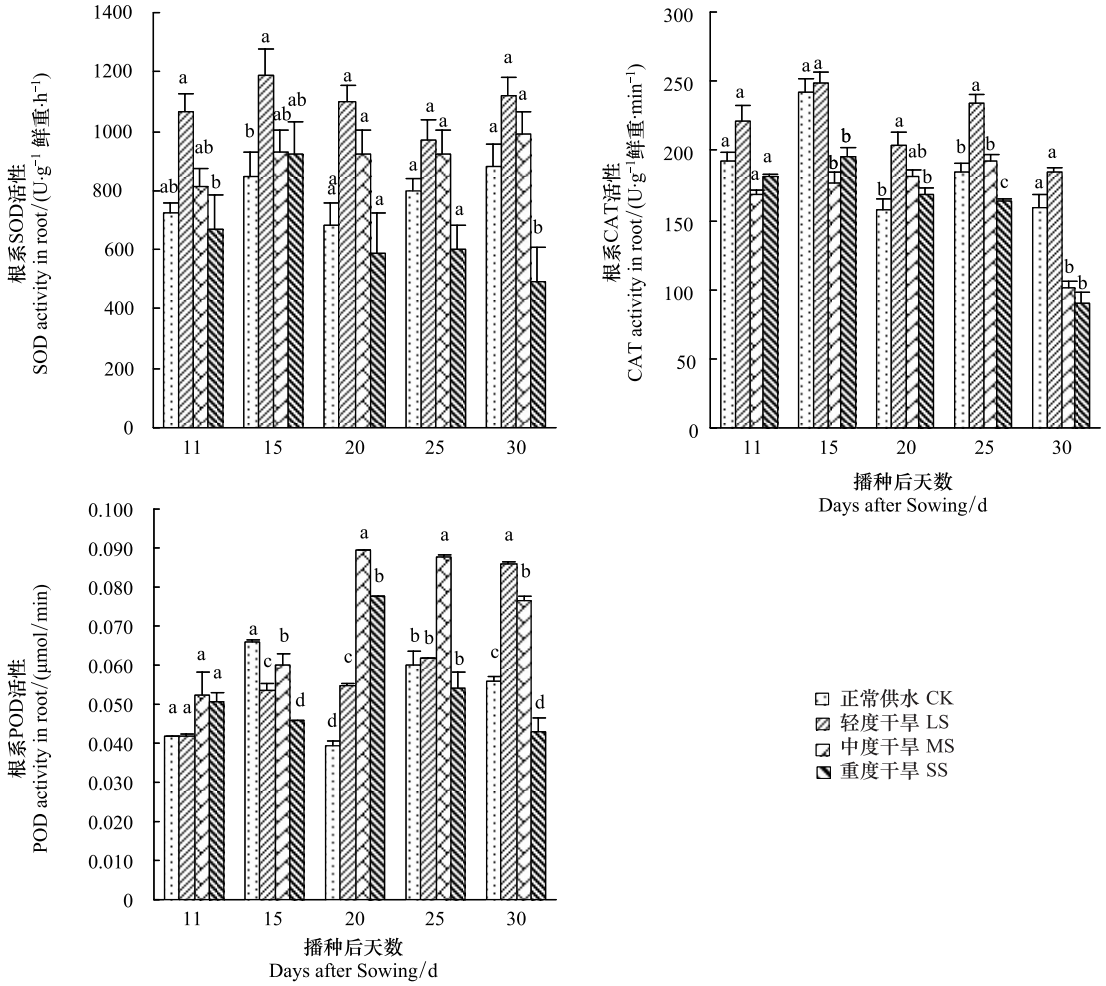

图 4　不同水分胁迫下玉米苗期的 SOD(A)、CAT(B)和 POD(C)活性

Fig.4　SOD(A), CAT(B) and POD (C) activity of maize seedling under different water treatments

3　讨论

在逆境胁迫时,直径小于 0.5 mm 的根是营养吸收的活性位点[32],它可以扩大根系与土壤的接触面积来获取更多的养分和水分[33]。本试验利用根系分析软件 WinRHIZO,将根系按直径分为细根(0.05—0.25 mm)、中等根(0.25—0.50 mm)和粗根(>0.5 mm)3 个等级,轻度胁迫未造成各径级根长的降低,但显著降低了中等根和粗根的根表面积,并增加了细根表面积比例;中度和重度胁迫显著降低了各径级根长和根表面积(P<0.05),中度胁迫显著增加了细根根长和根表面积比例而降低粗根表面积比例;重度水分胁迫处理显著降低粗根根长与根表面积比例。这可能是作物苗期遭遇水分胁迫的响应:一方面通过减少中等根和粗根的构建,减

少对光合累积物的消耗;另一方面,通过增加细根吸收更多的水分以适应胁迫。

水分胁迫对玉米的影响直接体现在植株形态上,根体积、根干物质量和根冠比可以作为抗旱性鉴定指标[34]。本研究表明,中度和重度水分胁迫处理的根长、根表面积、根体积和根干重均较 CK 显著降低($P<0.05$),随着水分胁迫程度的加剧,各根系形态指标较 CK 下降幅度逐渐增大;水分胁迫使玉米苗期地上部和根系的生物量下降,根冠比增大,根系活力增强,这与苗期阶段性水分胁迫[8]的研究结果一致。根冠比的增大和根系活力的增强有利于增强玉米抵御干旱的能力,为加强后期调节和补偿生长能力创造了条件。由于亏缺处理使其地上部生长减小,单个植株占据空间缩小,因而旱作玉米栽培可通过提高群体种植密度来增加群体产量[35]。

水分胁迫首先对植物生理代谢产生影响,使渗透调节物质和保护酶系统做出响应,最终对植物的生长产生的影响通过形态特征表现出来。可溶性蛋白是植物体内最重要的渗透调节物质,其多少能在一定程度上反映植物内部代谢的活跃程度[36]。轻、中度水分胁迫下,玉米可溶性蛋白均保持逐渐增加的趋势,重度胁迫下的幼苗只有在胁迫的最后两天有些许下降[37]。马旭凤[31]认为玉米苗期叶片可溶性蛋白含量随水分含量的下降而上升,葛体达等[13]则认为,水分胁迫下,叶片与根系的可溶性蛋白质含量降低。这可能与试验所用品种、环境条件及玉米所处的生育时期有关。本研究结果表明,早期开始的持续水分胁迫,LS 处理的玉米可溶性蛋白含量一直处于高水平,与 CK 无显著差异;MS、SS 处理的可溶性蛋白含量明显降低,SS 处理可溶性蛋白含量最低。说明轻度水分胁迫下玉米苗期细胞内没有大量水解反应导致蛋白含量下降,而是通过大量的可溶性蛋白帮助细胞维持较低的渗透势,从而提升细胞保水能力,这个生理过程保证了玉米根系建植需要的物质基础,也是轻度胁迫下玉米通过产生大量的具有吸收功能的细根来应对干旱的生理支持。中度和重度水分胁迫处理的可溶性蛋白含量降低,一方面可能是由于水分的限制使合成代谢受阻,另一方面可能是由于蛋白质降解增加,最终导致地上部和根系的生物量降低。

水分胁迫下植物体内积累活性氧,植物本身对活性氧的伤害有精细而复杂的防御体系,即内源性保护性酶促清除系统,以保护细胞的正常机能[38]。在遭受水分胁迫时,植物需动员整个防御系统以抵抗水分胁迫诱导的氧化伤害,单一的抗氧化酶或抗氧化剂不足以抵制这种伤害。葛体达等[13]指出,在水分胁迫下,玉米根系与叶片保护酶 SOD、CAT、POD 活性均在生长发育前中期显著升高。本研究表明,轻度水分胁迫时,根系的 SOD、POD 活性较低,CAT 活性最高,MDA 含量较低;中度水分胁迫下,根系 SOD、POD 活性较高,CAT 活性较低,MDA 含量较高;重度水分胁迫下,根系 SOD 活性最高,POD、CAT 活性较低,同时 MDA 含量最高;随水分胁迫程度的加剧,重度胁迫处理玉米幼苗根系 SOD 活性一直较高而 CAT 和 POD 活性变化迟钝,说明夏玉米根系中 SOD 对干旱胁迫较 CAT、POD 更敏感;玉米苗期根系在轻度水分胁迫下主要依赖 CAT、中度水分胁迫下主要依赖 POD、重度水分胁迫下主要依赖 SOD 来降低氧化伤害。

4 结论

持续不同水分胁迫通过对夏玉米苗期不同根系形态指标的影响使根系结构存在差异。轻度胁迫未造成各径级根长的降低,但显著增加了细根表面积比例,降低了中等根和粗根的根表面积;中度胁迫(MS)和重度胁迫(SS)显著($P<0.05$)降低了玉米苗期各径级根长、根表面积和根体积,中度胁迫显著增加了细根根长和根表面积比例而降低粗根表面积比例;重度水分胁迫处理只显著降低粗根根长与根表面积比例。在盆栽条件下,由于盆体小,灌水频繁,使得玉米在很低的土壤含水量条件下仍然能够存活和生长,大田情况则需进一步研究验证。水分胁迫显著($P<0.05$)降低了夏玉米苗期地上部和根系的生物量,地上部受水分胁迫的影响大于根系。随着水分胁迫程度的加剧,根冠比增大,根系活力升高,丙二醛含量增加;随着胁迫时间的延长,根冠比逐渐降低,根系活力先升高后降低,丙二醛含量升高。根系可溶性蛋白含量随胁迫程度的增加而降低。水分胁迫对保护系统酶活性升高有诱导作用,随着胁迫时间的延长,重度胁迫下活性氧清除酶的活性下降,导致细胞膜伤害。

参考文献(References):

[1] Vamerali T, Saccomani M, Bona S, Mosca G, Guarise M, Ganis A. A comparison of root characteristics in relation to nutrient and water stress in two maize hybrids // Roots: The Dynamic Interface between Plants and the Earth. Netherlands: Springer, 2003, 101: 157-167.

[2] Campos H, Cooper M, Habben J E, Edmeades G O, Schussler J R. Improving drought tolerance in maize: a view from industry. Field Crops Research, 2004, 90(1): 19-34.

[3] 张仁和, 薛吉全, 浦军, 赵兵, 张兴华, 郑友军, 卜令铎. 干旱胁迫对玉米苗期植株生长和光合特性的影响. 作物学报, 2011, 37(3): 521-528.

[4] 山仑. 植物水分与旱地农业生产. 陕西农业科学, 1983, (5): 9-12.

[5] 李少昆, 刘永红. 玉米高产高效栽培模式. 北京: 金盾出版社, 2011.

[6] 王密侠, 康绍忠, 蔡焕杰, 马祥华. 玉米调亏灌溉节水调控机理研究. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2004, 32(12): 87-90.

[7] 关军锋, 李广敏. 干旱胁迫下根系功能的表达与调节. 中国基础科学, 2001, (3): 25-28.

[8] 郭相平, 康绍忠, 索丽生. 苗期调亏处理对玉米根系生长影响的试验研究. 灌溉排水, 2001, 20(1): 25-27.

[9] 赵先丽, 张玉书, 纪瑞鹏, 李丽光, 冯锐, 张淑杰, 米娜, 蔡福, 范师宏. 辽宁苗期玉米根叶对水分胁迫的响应. 中国农学通报, 2011, 27(30): 21-26.

[10] 李博, 王刚卫, 田晓莉, 董学会, 张明才, 王保民, 段留生, 李召虎. 不同干旱方式和干旱程度对玉米苗期根系生长的影响. 干旱地区农业研究, 2008, 26(5): 148-152.

[11] 刘晚苟, 山仑, 邓西平. 不同土壤水分条件下土壤容重对玉米根系生长的影响. 西北植物学报, 2002, 22(4): 831-838.

[12] 宋凤斌, 戴俊英. 干旱胁迫对玉米雌穗生长发育和产量的影响. 吉林农业大学学报, 2000, 22(1): 18-22.

[13] 葛体达, 隋方功, 白莉萍, 吕银燕, 周广胜. 长期水分胁迫对夏玉米根叶保护酶活性及膜脂过氧化作用的影响. 干旱地区农业研究, 2005, 23(3): 18-23.

[14] 张仁和, 郑友军, 马国胜, 张兴华, 路海东, 史俊通, 薛吉全. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响. 生态学报, 2011, 31(5): 1303-1311.

[15] De Costa W, Zörb C, Hartung W, Schubert S. Salt resistance is determined by osmotic adjustment and abscisic acid in newly developed maize hybrids in the first phase of salt stress. Physiologia Plantarum, 2007, 131(2): 311-321.

[16] 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 Ⅰ. 玉米根系生长和吸收能力与地上部分的关系. 作物学报, 1988, 14(2): 149-154.

[17] Lynch J. Root architecture and plant productivity. Plant Physiology, 1995, 109(1): 7-13.

[18] McCully M E. Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizospheres. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 695-718.

[19] Malamy J E. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. Plant, Cell & Environment, 2005, 28(1): 67-77.

[20] 王周锋, 张岁歧, 刘小芳. 玉米根系水流导度差异及其与解剖结构的关系. 应用生态学报, 2005, 16(12): 2349-2352.

[21] 齐健, 宋凤斌, 刘胜群. 苗期玉米根叶对干旱胁迫的生理响应. 生态环境, 2006, 15(6): 1264-1268.

[22] 董学会, 段留生, 何钟佩, 田晓莉, 李建民, 王保民, 李召虎. 30%己乙水剂对玉米根系伤流液及其组分的影响. 西北植物学报, 2005, 25(3): 587-591.

[23] 刘海龙, 郑桂珍, 关军锋, 李广敏. 干旱胁迫下玉米根系活力和膜透性的变化. 华北农学报, 2002, 17(2): 20-22.

[24] 宋玉伟, 赵丽英, 杨建伟. 水分胁迫下玉米幼苗光合变化和生理特性分析. 河南大学学报: 自然科学版, 2009, 39(4): 387-391.

[25] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 持续干旱及复水对玉米幼苗生理生化指标的影响研究. 中国生态农业学报, 2004, 12(3): 59-61.

[26] 刘胜群, 宋凤斌. 不同耐旱基因型玉米根系生理性状研究. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2007, 33(4): 407-412.

[27] Michelena V A, Boyer J S. Complete turgor maintenance at low water potentials in the elongating region of maize leaves. Plant Physiology, 1982, 69(5): 1145-1149.

[28] Himmelbauer M L, Loiskandl W, Kastanek F. Estimating length, average diameter and surface area of roots using two different image analyses systems. Plant and Soil, 2004, 260(1/2): 111-120.

[29] 高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006.

[30] 何献君, 吕光璞, 陈雅惠. 过氧化物酶酶促动力学实验的设计. 实验技术与管理, 2009, 26(6): 33-35.

[31] 马旭凤. 水分亏缺对玉米生理指标、形态特性及解剖结构的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.

[32] Zobel R W. Sensitivity analysis of computer-based diameter measurement from digital images. Crop Science, 2003, 43(2): 583-591.

[33] Benjamin J G, Nielsen D C. Water deficit effects on root distribution of soybean, field pea and chickpea. Field Crops Research, 2006, 97(2/3): 248-253.

[34] 孙彩霞, 沈秀英. 玉米根系生态型及生理活性与抗旱性关系的研究. 华北农学报, 2002, 17(3): 20-24.

[35] 康绍忠, 史文娟, 胡笑涛, 梁银丽. 调亏灌溉对于玉米生理指标及水分利用效率的影响. 农业工程学报, 1998, (4): 82-87.

[36] 曹翠玲, 李生秀, 张占平. 氮素形态对小麦生长中后期保护酶等生理特性的影响. 土壤通报, 2003, 34(4): 295-298.

[37] 刘彬彬. 水分胁迫对玉米幼苗形态建成、生理代谢及根系吸水的影响[D]. 北京: 中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心), 2008.

[38] 王娟, 李德全, 谷令坤. 不同抗旱性玉米幼苗根系抗氧化系统对水分胁迫的反应. 西北植物学报, 2002, 22(2): 285-290.