

水分胁迫对不同根型小麦幼苗水分利用率和导水率的影响

柳斌辉^{1,2}, 孟东霞³, 刘子会¹, 郭秀林¹, 李广敏¹

(1. 河北省农林科学院遗传生理研究所, 河北 石家庄 050051; 2. 河北师范大学 生命科学院, 河北 石家庄 050016; 3. 河北经贸大学, 河北 石家庄 050091)

摘要:以旱地小麦晋麦 47 和高水肥小麦石 4185 为试材, 比较分析了充分供水和模拟干旱胁迫条件下小麦幼苗水分利用效率(WUE)和根系导水率(L_{pr})的差异。结果表明: 正常供水条件下, 晋麦 47 单株耗水量、根系干质量和单株干质量皆低于石 4185, 但根系水分利用率(WUE_r)、茎叶水分利用率(WUE_s)、单株水分利用率(WUE)以及根系导水率均高于石 4185。轻度干旱胁迫下, 石 4185 根系干质量稍有增加, 晋麦 47 变化不明显, 两者单株干质量均降低; 两品种根系、茎叶和单株水分利用效率均显著提高, 石 4185 根系水分利用效率反而高于晋麦 47; 但两品种根系导水率呈显著下降趋势, 晋麦 47 下降幅度大于石 4185 并最终低于石 4185。以上说明: 水分充足条件下, 晋麦 47 表现出“奢侈”利用水分, 干旱条件下, 表现出以降低水分消耗而维持地上部生长的耐旱节水机制; 石 4185 在水分充足条件下耗水量大, 表现出水地品种特点, 胁迫条件下, 水分利用率均升高且根系水分利用率升高相对更大, 体现出干旱胁迫下依赖根系进一步发展增大吸收水分表面积来适应缺水环境。两者相比较, 体现了不同根型小麦品种根系在干旱胁迫调节中的重要性 and 差异性。

关键词: 水分胁迫; 冬小麦; 水分利用效率; 根系导水率

中图分类号: S512.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2007)02-0090-05

Effects of Osmotic Stress on Water Use Efficiency and Root System Hydraulic Conductivity of Winter Wheat of Different Root Types

LIU Bin-hui^{1,2}, MENG Dong-xia³, LIU Zi-hui¹, GUO Xiu-lin¹, LI Guang-min¹

(1. Institute of Genetics and Physiological, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050051, China; 2. The Academy of Life Science of Hebei Normal University,

Shijiazhuang 050016, China; 3. Hebei University of Economics and Business, Shijiazhuang 050091, China)

Abstract: In this report we performed a comparative study on the water use efficiency(WUE), root system hydraulic conductivity(L_{pr}) between the seedlings of two different wheat variety Jinmai47 and Shi4185 in adequate water condition and simulated drought stress condition. In normal water supply condition, water consumption, root dry weight, biomass per plant of Jinmai47 was lower than of Shi4185, but the water use efficiency in root(WUE_r), water use efficiency in stem(WUE_s), WUE per plant, root system hydraulic conductivity in the former were higher than in the later; compared to the situation in normal water supply condition in moderate drought stress condition, the root dry weight of Shi4185 increased moderately yet the root dry weight of Jinmai47 did changed, biomass of per plant of both varieties reduced, the water use efficiency in root, in stem or whole plant became higher significantly. An interesting observation in this stress condition was that the water use efficiency in root of variety Shi4185 was higher than of Jinmai47. root system hydraulic conductivity in both varieties reduced and in Jinmai47 reduced more in degree than in Shi4185 resulting in a lower root system hydraulic conductivity in Jinmai47 than in Shi4185. These results showed that: in adequate water supply condition, Jinmai47 used water wasteful yet facing drought stress it could reduce transpiration to save water resulting in survival of plant on the earth; in adequate water supply condition, Shi4185 consumed a lot of water while in drought stress condition it used water more efficiently more ever the water use efficiency in

收稿日期: 2007-03-01

基金项目: 国家粮食丰产计划子专题(2004BA520A07-02-04); 河北省自然科学基金(C2004000728); 河北省抗旱节水重点实验室对外开放基金(0508021-HBKLA-05)

作者简介: 柳斌辉(1981-), 男, 河北元氏人, 在读硕士, 主要从事植物抗旱遗传生理研究

通讯作者: 郭秀林(1970-), 女, 河北康保人, 副研究员, 博士, 主要从事植物抗逆生理及遗传方面研究。

root increased significantly suggesting it could enlarge its root system to absorb water responding to drought stress compared with to which in normal water supply condition. In summary, our study indicated that the root system plays an critical role in drought stress response of wheat and the different root systems of different varieties response differently to drought stress.

Key words: Water stress; Winter wheat; Water use efficiency(WUE); Root hydraulic conductivity(L_{pr})

近年来,在植物水分生理领域中,关于根系的研究越来越引起人们的重视,特别是有关作物抗旱性与根系特性方面的研究开展了不少工作^[1,2],有些结果已用于抗旱品种鉴定,抗旱品种选育等方面。但这些工作多侧重于根系的形态、分布和分类等。土壤干旱首先直接影响到根系的生理代谢,进而影响到整个植株的生命活动。因此,研究幼苗根系对干旱逆境反应十分必要。随着抗旱性研究进展,水分利用效率(WUE)研究引起了人们的关注。因为生产上不但要求有一定的抗旱性作保证,还要求提高蒸腾效率(叶片 $WUE = \text{光合速率} / \text{蒸腾速率}$),特别是追求大田高 WUE(产量/耗水量)的获得,而以往对植物单叶 WUE 影响因素的研腾速率),特别是追求大田高 WUE(产量/耗水量)的获得,而以往对植物单叶 WUE 影响因素的研腾速率),特别是追求大田高 WUE(产量/耗水量)的获得,而以往对植物单叶 WUE 影响因素的研究较多^[3-6],本试验对根系形态不同品种的整株 WUE 进行了探索。WUE 能将抗旱和高产统一起来,所以 WUE 和节水研究是当前水分生理研究的热点^[7]。

当植物受到水分胁迫时,根系首先感受到并以根信号的形式传递给其他器官来调控植物的生长(例如调控气孔开度),控制水分散失^[8-10]。从植物整体来看,根系的这种调节作用可以用根冠比、根系导水率等物理量的变化来表示。到目前为止,人们仍没有弄清根系吸水机理和植物蒸腾机理,围绕着对根系形态、组成、结构、吸收和传导水分的生物过程的研究,揭示根系吸水和植物蒸腾机理仍是今后 SPAC 研究的中心内容。根系吸水是陆地高等植物赖以生存的基础,其吸水能力是决定蒸腾和植株水分状况平衡的关键,而其吸水能力的大小取决于导水率的大小,因此根系导水率(Root hydraulic conductivity)成为研究水分在 SPAC 传输中的热点。根系导水率(L_{pr})表示根系运输传导水分的能力,是根系感受土壤水分变化最直接的生理指标之一,在作物生理抗旱机理研究中越来越受到广泛关注^[11-13]。

本研究从多个小麦品种中选取 2 个不同根系形态的旱地和水地品种,通过对苗期水分利用率、导水率和蒸腾速率的测定,以期探讨在水分胁迫下两品种利用水分的差异性。

1 材料和方法

1.1 材料

选用小根系旱地品种晋麦 47 和大根系高水肥品种石 4185 为供试材料。

1.2 测定方法

1.2.1 2 个品种根系形态指标的测定 挑选种子,用 0.1% $HgCl_2$ 表面消毒 10 min,自来水反复冲洗干净后,浸泡吸水 24 h。然后将种子置于 28℃ 培养箱中催芽。待芽长 1 cm 时播在带有纱网的塑料盆中,用 Hoagland 营养液^[14]培养至五叶期,测定根长、根鲜重和根干质量,观察它们根系的差异。

1.2.2 水分利用率的测定 试验在培养室中进行,室内温度夜间(14±2)℃,日间(19±2)℃。参照周晓果等的方法^[15,16],分别取晋麦 47、石 4185 各 100 粒种子,0.1% $HgCl_2$ 浸泡 10 min 消毒后,吸胀 24 h,于培养箱中 28℃ 催芽,萌发后于培养皿中用无离子水培养至一叶一心。挑取发育健壮、长势一致的幼苗各 6 株,分别置于 2 个 150 mL 三角瓶中,每瓶 3 株,Hoagland 营养液培养。移苗前称取三角瓶与营养液总重 W_1 。用封口膜于瓶口固定植株,防止瓶内液体蒸发。试验设 5 次重复。用黑色不透光塑料袋包裹三角瓶,保持根系的黑暗生长环境。在营养液中培养三叶一心后,将其中一个三角瓶的植株移入装有 0.3 MPa PEG-6000 的 Hoagland 营养液的三角瓶中进行胁迫处理,胁迫溶液配制方法见参考文献[17];另一三角瓶内的植株仍以 Hoagland 营养液培养作为对照。同时称量原三角瓶与剩余溶液总重 W_2 ,新三角瓶与瓶内溶液总重 W_3 。继续培养,5 d 更换一次胁迫溶液和营养液,称量每个三角瓶与剩余溶液总重(W_4)和新三角瓶与瓶内溶液总重(W_5)。当对照的植株长至五叶期时,分别收获其茎与根,105℃ 杀青 30 min,80℃ 烘干 24 h,称量干质量。同时称量三角瓶与剩余营养液总重(W_6)。按下列公式计算:

单株耗水量(WW),即 $WW = ((W_1 - W_2) + (W_3 - W_4) + (W_5 - W_6)) / 3$

单株水分利用率 $WUE (mg/g) = (\text{单株茎叶干质量} + \text{根干质量}) / \text{单株耗水量}$

茎叶水分利用效率(WUE_s) (mg/g) = 单株茎叶干质量/单株耗水量

根(地下部)水分利用效率(WUE_r)(mg/g)= 单株根干质量/单株耗水量

1.2.3 导水率的测定 根系导水率测定采用压力室降压法^[18]。水培小麦长至五叶期, 进行处理, 设有对照和胁迫处理(用 20%PEG 胁迫 24 h), 将植株从根部以上 2 cm 处剪去幼苗茎叶部分后, 将整个根系放入压力室内盛有蒸馏水的烧杯中, 密封, 缓慢加压至 0.8 MPa, 然后采用降压法, 用 EP 管分别收集 0.8~ 0.4 MPa 时流出的汁液, 压力间隔为 0.1 MPa, 每个压力下至少收集 3 次, 每次收集 2 min。通过称量 EP 管吸水前后的重量以及根干质量(g), 计算汁液流速(J_v , mg/(g·min))。水流速率与压力相关曲线的斜率即为

根系导水率(L_{pr} , mg/(g·min·MPa))。

根系生物量测定采用称量法(用干质量表示)。清洗植株并用剪刀将其根系与茎叶分开, 将根系装入铝盒中, 用烘箱在 105℃下杀青, 在 80℃下烘 24 h, 烘至恒重后称量。由根系干质量计算水流速率和导水率。

2 结果与分析

2.1 根系形态的比较

正常条件下, 石 4185 的根系长度、根鲜质量、根干质量远大于晋麦 47, 且根系含水量高于晋麦 47。高水肥品种石 4185 与旱地品种晋麦 47 在根系形态上差异明显(表 1)。

表 1 两品种根系形态差异

Tab. 1 The difference of the root types of two wheat varieties

品种 Variety	根的平均长度/cm Root length of average	最长根长/cm Root length of longest	根干质量/g Root dry weight	根鲜质量/g Root fresh weight	干质量/鲜质量/% Dry/Fresh	含水量/% Content of water
晋麦 47 Jinmai47	20.64±4.47	34.82±4.54	0.0282±0.0043	0.4324±0.0666	6.52±0.25	93.48
石 4185 Shi4185	28.70±4.94	45.23±4.17	0.0329±0.0054	0.5535±0.1047	5.99±0.38	94.01

2.2 干旱胁迫对根系及单株干质量的影响

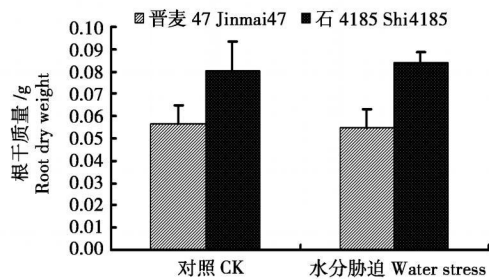


图 1 干旱胁迫下两品种根系干质量的差异
Fig. 1 The difference of root dry weight of two wheat varieties under water stress

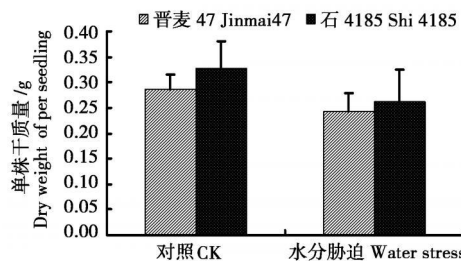


图 2 干旱胁迫下两品种单株干质量的差异
Fig. 2 The difference of dry weight per seedling of two wheat varieties under water stress

正常浇水条件下, 石 4185 单株耗水量和根系干质量皆显著高于晋麦 47, 而单株干质量稍高于晋麦 47; 胁迫条件下, 晋麦 47 根系干物质下降 0.3%, 石 4185 不但没有降低, 反而上升 4.6%(图 1), 因而石 4185 根系干物质仍显著高于晋麦 47; 胁迫条件下, 两品种单株干质量均下降, 石 4185 降低幅度大于晋麦 47(图 2), 最终单株干质量相差不多, 单株耗水量也表现出类似的规律(图 3)。表明, 在有限供水条件下, 两

品种吸收水量相近, 生产的干物质也相差不大, 但石 4185 吸收的水分主要用于根系生长。

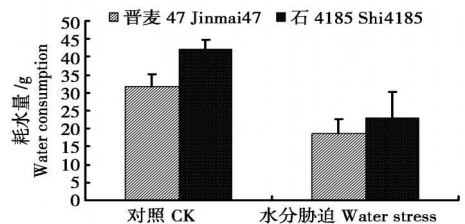


图 3 干旱胁迫下两品种单株耗水量的差异
Fig. 3 The difference of water consumption per seedling of two wheat varieties under water stress

2.3 干旱胁迫对水分利用率的影响

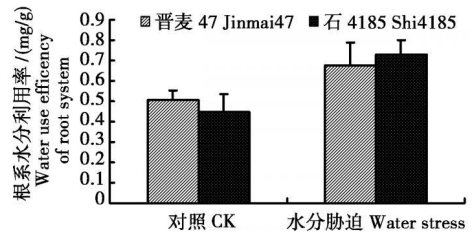


图 4 干旱胁迫下两品种根系水分利用率的差异
Fig. 4 The difference of water use efficiency of two wheat varieties under water stress

正常条件下, 旱地品种晋麦 47 的根系水分利用效率、茎叶水分利用率和单株水分利用率皆高于水地品种石 4185(图 4~ 6)。干旱胁迫后, 2 个品种的根系水分利用效率、茎叶水分利用率和单株水分利用率都有不同程度提高, 晋麦 47 茎叶水分利用率和单株水分利用率仍高于石 4185(图 5, 6)。就石 4185 而言, 根系水分利用效率提高的幅度相对高于茎叶和单株水分利用率, 因而最终高于晋麦 47(图

4)。这进一步表明, 有限水分条件下, 石 4185 主要依赖增加根系从而获得更多水分。

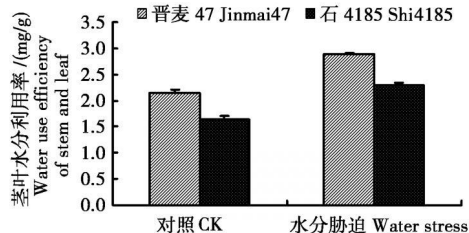


图 5 干旱胁迫下两品种茎叶水分利用率的差异
Fig. 5 The difference of water use efficiency of stem and

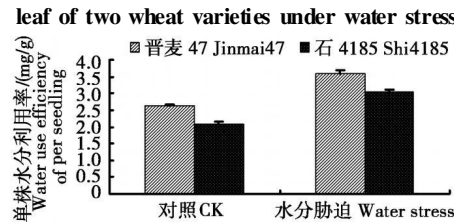


图 6 干旱胁迫下两品种单株水分利用率的差异
Fig. 6 The difference of water use efficiency per seedling of two wheat varieties under water stress

2.4 干旱胁迫对根系导水率的影响

Hoarau 等^[19]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, 促进水分在根中的流动。由于水分胁迫对根系生长的影响, 必然导致根系水流速率上的差异。根系导水率是由测定水流速率与压力差相关曲线的斜率来确定, 即 $L_{pr} = J_v / \Delta P$, 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(试验中为所加的静水压力^[20-22])。根据相关资料, 当压力差 ≥ 0.4 MPa 时, J_v 与 ΔP 呈显著的线性关系^[21]。在本试验中, 当 $\Delta P \geq 0.4$ MPa 时, J_v 与 ΔP 呈显著的线性关系(图 7, 8), 故试验中均采用 ≥ 0.4 MPa 下的压力差与测定的水流速率值来计算导水率。

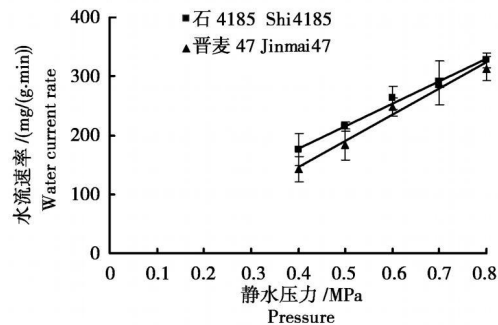


图 7 供水处理静水压力与水流速率的关系(水培)
Fig. 7 The relationship of pressure and water current rate under water supply

图 7, 8 分别是正常供水和水分胁迫下静水压力与水流速率的关系。从图 9 可以看出, 正常供水条件下, 晋麦 47 L_{pr} 稍高于石 4185; 干旱胁迫处理后,

两者导水率都显著降低且晋麦 47 L_{pr} 显著低于石 4185。这表明: 在正常供水时, 小根系旱地品种晋麦 47 根系传导水分能力优于大根系高水肥品种石 4185; 在干旱胁迫下, 晋麦 47 自身对运输传导水分能力的调节幅度较石 4185 大, 使植株在有限水分条件下对水分的需求急剧下降, 以调节自身对干旱环境的适应。从图 10 可以看出在胁迫情况下两者蒸腾速率均显著下降。

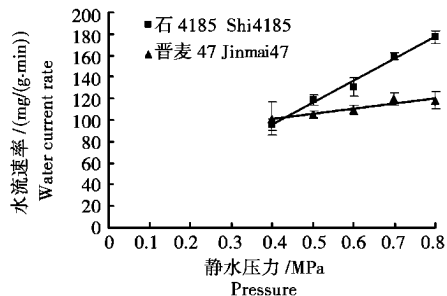


图 8 干旱胁迫下静水压力与根系水流速率的关系(水培)
Fig. 8 The relationship of pressure and water current rate under water stress

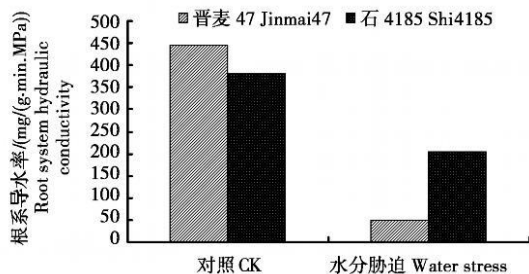


图 9 干旱胁迫下两品种根系导水率的差异
Fig. 9 The difference of root system hydraulic conductivity of two wheat varieties under water stress

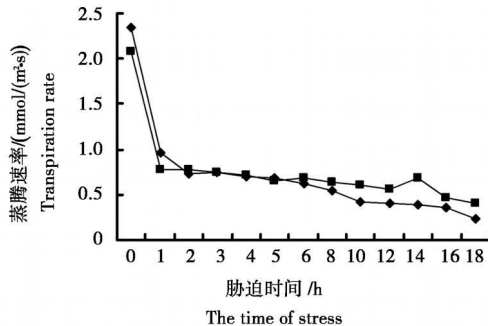


图 10 胁迫条件下两品种蒸腾速率的变化
Fig. 10 The variety of transpiration rate of two wheat varieties under water stress

3 讨论

作物水分利用效率是十分复杂的数量性状, 受环境条件影响较大(温度、光照、风速等), 因此, 大田测定极其困难。本试验是在培养室控制条件下, 通过测定植株的耗水量, 分析正常供水和胁迫 2 种条件下, 2 个根系形态不同的旱地小麦品种与水地小麦品种苗期水分利用率(WUE)的差异, 找出水分利

用率与根系吸水的联系。

试验结果显示,正常条件下,石 4185 根系、茎叶和单株水分利用效率皆低于晋麦 47,根系导水率也低于晋麦 47,但由于晋麦 47 根系远小于石 4185,其单株耗水量仍低于石 4185。干旱胁迫后,WUE 都显著提高,晋麦 47 茎叶和单株水分利用率仍高于石 4185,但石 4185 根系水分利用率却高于晋麦 47。这进一步证明,有限水分条件下,大根系品种通过自身对根系的较大发展来增加水分的吸收,从而适应胁迫环境。胁迫条件下,两者导水率都下降,且晋麦 47 下降幅度远大于石 4185。晋麦 47 在胁迫条件下蒸腾速率急剧下降以减少水分散失,这就使得植株耗水量直线下降,根系导水率降低,形成“细水长流”,达到供需相对平衡,维持低耗水状态。尽管这样,胁迫条件下,晋麦 47 仍具有较高的茎叶和单株水分利用率。这说明,干旱条件下,旱地品种通过减少蒸腾,相对减少根系生长,以有限的水分来维持植株地上部生长,体现出在干旱环境下节约用水的机制。这可能和旱地品种晋麦 47 常年生存在缺水环境中有关。而对于大根系品种石 4185,尽管蒸腾作用下降很快,导水率也显著下降,但仍高于旱地品种晋麦 47,可见在胁迫条件下石 4185 对水分需求量仍较高。

Birner^[24]研究表明,胁迫条件下根系吸水能力的改变主要发生在细胞-细胞途径,而不是在胁迫引起壁结构改变的质外体途径,这一改变极有可能是由水通道蛋白的变化所引起的;Steudle^[25, 26]研究表明在高蒸腾速率下,根利用导水阻力小的质外体途径运输较多水分以满足需要;在低蒸腾速率或水分亏缺下,根主要利用导水阻力大的细胞-细胞途径运输较少水分。本试验结果中,小根系旱地品种晋麦 47 吸水能力大的变化很可能是对水通道蛋白较大调节的结果。石 4185 对干旱的适应仍是趋向于通过提高根系 WUE 来发展根系,从而吸收较多水分,维持高耗水状态。可见,小根系旱地品种与大根系水地品种在抗旱机制上的较大差异与根系形态的差别是分不开的。相对较小的根系、高的水分利用率、较大的水分吸收调节能力是小麦育种的理想目标。

参考文献:

- [1] 卢振民,熊勤学.冬小麦根系各种参数垂直分布实验研究[J].应用生态学报,1991,2(2):127-133.
- [2] 苗果园,张云亭,尹 钧,等.黄土高原旱地冬小麦根系生长规律的研究[J].作物学报,1989,15(2):104-115.
- [3] Stanhill G. Water use efficiency[J]. Advances in Agronomy,

- 1986, 39: 53-85.
- [4] Austin R B, Morgan C L, Ford M A. Flag leaf photosynthesis of *Triticum aestivum* and related diploid and tetraploid species[J]. Ann Bot, 1982, 49: 177-189.
- [5] Bhagsari A S, Brown R H. Leaf photosynthesis and its correlation with leaf area[J]. Crop Sci, 1986, 26: 127-132.
- [6] Morgan J A, Lecain D R. Leaf gas exchange and related leaf traits among 15 winter wheat genotypes[J]. Crop Sci, 1991, 31: 443-448.
- [7] 张正斌,徐 萍,贾继增.作物抗旱节水生理遗传研究展望[J].中国农业科技导报,2000(5):20-22.
- [8] 李世清,田霄鸿,李生秀.养分对旱地小麦水分胁迫的生理补偿效应[J].西北植物学报,2000,20(1):22-28.
- [9] Dressman D C. Expression of genes encoding Rubisco in sugar beet (*Beta vulgaris* L) Plant subjected to gradual desiccation[J]. Plant and Cell Physiol, 1994, 35(4): 645-653.
- [10] 王邦锡,何均贤,黄久常,等.水分胁迫导致小麦叶片光合作用下降的非气孔因素[J].植物生理学报,1992,18(1):77-84.
- [11] Gretchen B N, Park S N. Changes in hydraulic conductivity and anatomy caused by drying and rewetting roots of *Agave deserti* [J]. American Journal of Botany, 1991, 78(7): 906-915.
- [12] Joseph G D, Gretchen B N, Park S N. Root Growth, developmental changes in the apex, and hydraulic conductivity for *Opuntia ficus-indica* during drought[J]. New Phytol, 1998, 138: 75-82.
- [13] Lo Gullo M A, Nardini A, Salleo S, et al. Changes in root hydraulic conductance of *Olea oleaster* seedlings following drought stress and irrigation[J]. New Phytol, 1998, 140: 25-31.
- [14] 毛达如.植物营养研究方法[M].北京:中国农业大学出版社,1994:17-21.
- [15] 周晓果,景蕊莲,郝转芳,等.小麦幼苗根系性状的 QTL 分析[J].中国农业科学,2005,38(10):1951-1957.
- [16] 周晓果,景蕊莲,吕小平,张正斌.小麦苗期水分利用效率及其相关性状的 QTL 分析[J].植物遗传资源学报,2005,6(1):20-25.
- [17] Michel B E, Kaufmann M R. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000[J]. Plant Physiology, 1973, 51: 914-916.
- [18] 刘晚苟,山 仑,邓西平.压力室法测定根系导水率方法探讨[J].西北植物学报,2001,21(4):761-765.
- [19] Hoarau J, Barthes L, Bousser A. Effect of nitrate on water transfer across roots of nitrogen prestarved maize seedlings [J]. Planta, 1996, 200: 405-415.
- [20] 曲 东,周莉娜,王保莉,等.硫营养对小麦苗期根系导水率的影响[J].干旱地区农业研究,2004,22(1):40-43.
- [21] 单长卷.土壤干旱对小麦幼苗光合、蒸腾速率及水分利用效率的影响[J].河南农业科学,2006(11):25-27.
- [22] 陈晓远,高志红,罗远培.水分胁迫效应对冬小麦生长发育的影响研究[J].华北农学报,2004,19(3):47-50.
- [23] 沈玉芳,王保莉,曲 东,等.水分胁迫下磷营养对玉米苗期根系导水率的影响[J].西北农林科技大学学报,2002,30(5):12.
- [24] Birner T P, Steudle E. Effects of anaerobic conditions on water and solute relations and active transport in roots of maize seedling[J]. Planta, 1993, 190: 474-483.
- [25] Steudle E, Peterson C A. How does water get across root [J]. J Exp Bot, 1998, 49: 775-788.
- [26] Steudle E. Water uptake by plant roots: an integration of views[J]. Plant and Soil, 2000, 226: 45-56.