

水分胁迫后复水冬小麦根系吸水的恢复*

刘晓英

罗远培

(中国农业大学资源与环境学院 北京 100094) (中国农业科学院农业气象研究所 北京 100081)

摘要 温室盆栽试验结果表明,水分胁迫使冬小麦根系吸水功能受到抑制,复水不能使之恢复到对照水平。水分胁迫后复水根系吸水功能的恢复与胁迫时期、胁迫持续时间及胁迫程度有关,在相同水分胁迫程度下早期比中后期水分胁迫后复水根系吸水功能恢复的程度低;水分胁迫持续时间的延长使根系吸水功能恢复程度进一步降低。水分胁迫程度的加重在不同水分胁迫时期对根系吸水的影响不同,起始于三叶期的重度水分胁迫后复水其根系吸水恢复程度可超过相应中度水分胁迫,说明早期水分胁迫程度的加重不会加剧对根系功能的不利影响。其他时期水分胁迫后复水,胁迫程度的加重对根系吸水恢复有负面影响。冬小麦最大根重与最大根系吸水强度的对比显示,中度水分胁迫下根系吸水功能的恢复主要依赖于复水对原有根系活性的激发,而重度水分胁迫下主要取决于新根的增加,胁迫后复水根系吸水功能的不可恢复是冬小麦产量降低的重要因素。

关键词 根系吸水 恢复 水分胁迫 复水 冬小麦

Recovery of root water uptake of winter wheat after water stress. LIU Xiao-Ying (College of Resources and Environment, China Agricultural University, Beijing 100094), LUO Yuan-Pei (Institute of Agrometeorology, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081), *CJEA*, 2002, 10(4): 16~20

Abstract Experiments conducted with winter wheat in greenhouse show that root water uptake is reduced by water stress, and can not recover to the control level even after the relief of stress. The degree of the recovery after rewatering is affected by growth stage at which stress occur, stress level and stress duration. Under the same stress level root water uptake recovers to a lower degree if stress occurs at an earlier stage and to a higher degree if it occurs at later stages. Prolonged stress duration further reduces the recovery of water uptake. The severe stress at different growth stages affects the recovery in a different way. The recovery after severe stress started from three-leaf stage can surpass that after moderate stress, suggesting that earlier severe stress has no more negative effect on the recovery than the moderate stress. At other growth stages, stress level has negative effect on the recovery. Comparative study of the maximum root dry weight and the maximum root water uptake indicates that recovery of water uptake under moderate stress mainly depends on recovery of the activity of the existing root system, while that under severe stress mainly depends on the regrowth of new roots. The incapability in recovery of root water uptake represents the main factor for the decreased productivity.

Key words Root water uptake, Recovery, Water stress, Rewatering, Winter wheat

以往水分胁迫对植物生长影响的研究大多数针对胁迫期间植物所发生的一系列生理、生化及形态响应, Hsiao^[6]曾对此作过详细综述,而水分胁迫解除即复水后植物响应余地如何的研究相对较少^[8]。有研究指出^[14],水分胁迫后复水阻止植物生长恢复的原因在于根系。因此,复水后作物营养生长的重新建立很大程度上取决于根系吸水能力的恢复,若能缩短恢复所需要的时间,则可提高植物的生产力^[15]。但以往对根系吸水研究更多关注根系吸水的空间变化^[1],根系吸水与土壤水分条件的关系^[6,7]。而对经历过干旱胁迫的作物复水后,其根系吸水恢复的研究目前尚鲜见报道。为此,试验研究了不同生长时期遭受不同程度水分胁迫的冬小麦复水后其整个根系吸水功能的恢复,为合理调控作物用水方式提供科学依据。

1 试验材料与方法

试验于2000年3~6月在中国农业大学科学园温室进行,试验采用盆栽,塑料盆底内径15cm,顶部内径20cm,高23cm,供试土壤为草甸褐土,土壤水分含量为田间持水量的21.5%,控制土壤容重 $1.32\text{g}/\text{cm}^3$,播前每盆施磷酸二氢铵4g,可保证冬小麦正常生长,故生长期间不再追施其他肥料。供试小麦品种为“北农10

* 国家重点基础研究发展(973)规划项目(G1999011700)和国家自然科学基金项目(49971042)部分研究内容

收稿日期:2001-12-16 改回日期:2002-01-26

号”,小麦种子在0~4℃条件下经过60d催化,于2000年3月28日播种,播种的前2天将土壤灌水至田间持水量,以保证小麦苗齐苗壮,小麦三叶一心时每盆定苗6株,并开始水分胁迫。水分胁迫程度以土壤含水量占田间持水量的百分数表示(见表1),充分供水对照(A)土壤含水量保持在田间持水量的75%~100%,中度水分胁迫(B-A)土壤含水量为田间持水量的55%~65%,重度水分胁迫(C-A)土壤含水量为田间持水量的35%~45%。表1中B₁-A为三叶~拔节期胁迫后复水;B₂-A起始胁迫时间与B₁-A相同,但水分胁迫持续

时间比B₁-A长,直到孕穗期再复水;B₃-A为分蘖~孕穗期胁迫后复水;B₄-A起始胁迫时间与B₃-A相同,但一直胁迫到抽穗期再复水;B₅-A为拔节~抽穗期胁迫后复水;B₆-A起始胁迫时间与B₅-A相同,但一直胁迫到开花期再复水;类推C₁-A、C₂-A…C₆-A是相应重度水分胁迫下的复水处理,水分胁迫解除后,所有处理都复水至A水平。通过控制灌水量造成水分胁迫条件,用称重法监测土壤水分变化,每2d称重1次(每次称重均在上午8:00~9:00时进行)。土壤含水量低于设计下限时,在盆表面加水使之达到设计上限。水分胁迫解除后,在土壤表面覆盖塑料薄膜。为获得根系吸水发生显著变化的时间,复水初期每日称重,随复水时间的延长再恢复到每2d称重1次,由于称重间隔很短,可以忽略植株生长的变化,认为2次称重结果之差即为根系吸水。为了解根系吸水与根重之间的关系,测定了根重,根重测定是破坏性的,依据冬小麦长势,每7d测定1次,水分胁迫解除后为得到根重显著变化的时间,复水初期每3d测定1次,共测2次,以后恢复到每7d测定1次,整个生育期共测12次,每测定1次破坏3盆总计18株,故根重为18株平均值。获取根系时先用水将盆中土壤浸泡,使土体变松软后用水冲洗根系,烘干称重。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对根系吸水恢复的影响

在中度水分胁迫下三叶~拔节期胁迫(B₁-A)、分蘖~孕穗期胁迫(B₂-A)、拔节~抽穗期胁迫(B₃-A)后复水,根系吸水强度可分别恢复到对照的52.9%、64.4%和80.6%(见表2)。水分胁迫时期对根系吸水恢

表2 复水后冬小麦最大根系吸水强度

Tab.2 The maximum root water uptake after rewatering

处 理 Treatments	复水后天数/d Days after rewatering	最大吸水强度/mm·d ⁻¹ Maximum water uptake	吸水强度占对照/% Percentage of water uptake to control	处 理 Treatments	复水后天数/d Days after rewatering	最大吸水强度/mm·d ⁻¹ Maximum water uptake	吸水强度占对照/% Percentage of water uptake to control
A	55(播后)	11.03	100.0	C ₁ -A	25	6.99	63.4
B ₁ -A	14	5.83	52.9	C ₂ -A	20	6.21	56.3
B ₂ -A	21	5.21	47.2	C ₃ -A	18	5.69	51.6
B ₃ -A	13	7.10	64.4	C ₄ -A	20	5.52	50.0
B ₄ -A	21	6.00	54.3	C ₅ -A	15	7.95	72.1
B ₅ -A	15	8.90	80.6	C ₆ -A	16	5.55	50.3
B ₆ -A	16	8.48	76.9				

复影响顺序为B₁-A>B₃-A>B₅-A,说明中度水分胁迫下早期水分胁迫对根系吸水的影响比后期水分胁迫对根系吸水的影响大。重度水分胁迫下相应上述3个时期胁迫后复水,根系吸水恢复的程度依次为63.4%、51.6%和72.1%,说明重度水分胁迫下分蘖~孕穗期胁迫(C₃-A)对根系吸水恢复的影响最大,其次为三叶~拔节期(C₁-A),而拔节~抽穗期胁迫(C₅-A)对根系吸水恢复的影响最小,中度和重度水分胁迫下的规律虽略有差

表1 试验处理设计*

Tab.1 Experimental design

处 理 Treatments	占田间持水量/% Percentage to field water capacity						
	播种~三叶 Sowing~ three leaf	三叶~分蘖 Three leaf~ tillering	分蘖~拔节 Tillering~ jointing	拔节~孕穗 Jointing~ heading	孕穗~抽穗 Heading~ booting	抽穗~开花 Booting~ flowering	开花~成熟 Flowering~ maturing
A	100~75	100~75	100~75	100~75	100~75	100~75	100~75
B ₁ -A	100~75	55~65	55~65	100~75	100~75	100~75	100~75
B ₂ -A	100~75	55~65	55~65	55~65	100~75	100~75	100~75
B ₃ -A	100~75	100~75	55~65	55~65	100~75	100~75	100~75
B ₄ -A	100~75	100~75	55~65	55~65	55~65	100~75	100~75
B ₅ -A	100~75	100~75	100~75	55~65	55~65	100~75	100~75
B ₆ -A	100~75	100~75	100~75	55~65	55~65	55~65	100~75
C ₁ -A	100~75	35~45	35~45	100~75	100~75	100~75	100~75
C ₂ -A	100~75	35~45	35~45	35~45	100~75	100~75	100~75
C ₃ -A	100~75	100~75	35~45	35~45	100~75	100~75	100~75
C ₄ -A	100~75	100~75	35~45	35~45	35~45	100~75	100~75
C ₅ -A	100~75	100~75	100~75	35~45	35~45	100~75	100~75
C ₆ -A	100~75	100~75	100~75	35~45	35~45	35~45	100~75

* 下划线部分为干旱处理时期和土壤相对含水量。

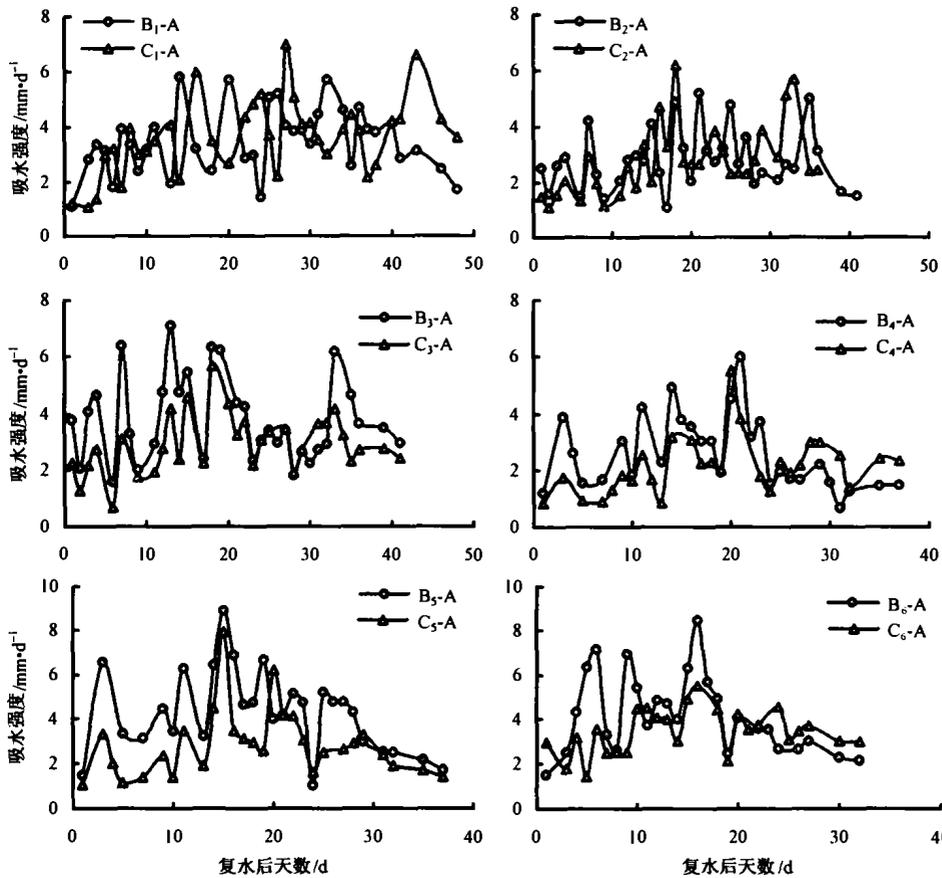


图1 水分胁迫后复水冬小麦根系吸水动态变化

Fig. 1 The changes of root water uptake of winter wheat after rewatering

别,但一般趋势一致,即早期水分胁迫对根系吸水的影响大于后期水分胁迫。从根系吸水的恢复速率看,中度水分胁迫下三叶~拔节期胁迫(B₁-A)复水后第3d根系吸水为对照的25.8%,第7d为对照的35.6%,第14d达到对照的52.9%。分蘖~孕穗期胁迫(B₃-A)复水后第3d根系吸水为对照的37.2%,第7d为对照的55.7%,复水后第13d达到对照的64.4%。拔节~抽穗期胁迫(B₅-A)复水后第3d根系吸水为对照的59.7%,第15d达到对照的80.7%(见图1)。中度水分胁迫下早期水分胁迫后复水,根系吸水不仅恢复的程度低,且比晚期水分胁迫后复水的恢复速率慢。重度水分胁迫下三叶~拔节期胁迫后(C₁-A)复水开始根系吸水恢复很慢,复水后3d仅为对照的12.5%,复水后7d为对照的36.0%,第14d达到对照的54.4%,第25d达到对照的63.4%。分蘖~孕穗期胁迫(C₃-A)复水后第3d根系吸水为对照的19.7%,第7d为对照的28.5%,恢复速率开始比C₁-A慢,到复水后第13d为对照的38.2%。拔节~抽穗期胁迫(C₅-A)复水后第3d根系吸水为对照的30.3%,第15d为对照的72.1%,恢复速率比前二者均快。早期水分胁迫对冬小麦根系吸水恢复的影响大,可能是因为冬小麦根系生长的建立主要在抽穗期^[3]前后,早期水分胁迫对根系生长发育抑制较重,复水后要建立起一定规模的根系需要较长时间,而发生在生长后期的胁迫,在胁迫发生时植株已具备一定规模的根系,胁迫可使部分根系暂时失去活性,但复水后根系活性可迅速恢复,致使根系吸水恢复的程度高。关于复水对根系活性的影响,Green S. R.等^[9]对基维果藤的研究曾指出胁迫后复水,干燥土壤中已失活的根系能快速恢复其活性。Dirksen C.等^[10]指出胁迫期间失活长达24d的苜蓿根系,在复水后仍能表现出较高的吸水速率,复水激活了已经失活的根系。Gregory P. J.等^[11]指出小麦表层土壤根系在经历长期严重干旱胁迫复水7d后,在其根系生长未增加下却增加了根系吸水能力,表明胁迫期间根系吸水能力虽受到抑制,但复水能重新激发根系活性,这些结果在一定程度上解释了不同时期胁迫后复水冬小麦根系吸水恢复存在的差异。

2.2 水分胁迫持续时间对根系吸水恢复的影响

B₂-A、B₄-A、B₆-A与相应的B₁-A、B₃-A、B₅-A同时开始胁迫,但持续的时间比后者长,胁迫持续时间的延长明显降低了根系吸水的恢复程度(见表1),如B₁-A在复水后可恢复到对照的52.9%,而B₂-A仅恢复到对照的47.2%;B₃-A在复水后恢复到对照的64.4%,而B₄-A仅恢复到对照的45.1%;B₅-A在复水后可恢复到对照的80.6%,而B₆-A恢复到对照的76.9%。重度水分胁迫下根系吸水恢复程度顺序为C₁-A>C₂-A、C₃-A>C₄-A、C₅-A>C₆-A,表明胁迫持续时间的延长使根系吸水恢复的程度降低,这与Wraith J. M.等^[12]和Xu X.等^[13]研究结论相一致,即随胁迫持续时间的增加,根系吸水功能的恢复变慢,恢复程度降低。

别,但一般趋势一致,即早期水分胁迫对根系吸水的影响大于后期水分胁迫。从根系吸水的恢复速率看,中度水分胁迫下三叶~拔节期胁迫(B₁-A)复水后第3d根系吸水为对照的25.8%,第7d为对照的35.6%,第14d达到对照的52.9%。分蘖~孕穗期胁迫(B₃-A)复水后第3d根系吸水为对照的37.2%,第7d为对照的55.7%,复水后第13d达到对照的64.4%。拔节~抽穗期胁迫(B₅-A)复水后第3d根系吸水为对照的59.7%,第15d达到对照的80.7%(见图1)。中度水分胁迫下早期水分胁迫后复水,根系吸水不仅恢复的程度低,且比晚期水分胁迫后复水的恢复速率慢。

2.3 水分胁迫程度对根系吸水恢复的影响

水分胁迫程度的加重对根系吸水恢复的影响依不同胁迫时期而有所变化,三叶~拔节期、三叶~孕穗期水分胁迫后复水,重度胁迫下根系吸水可分别恢复到对照的63.4%和56.3%,超过了相应中度水分胁迫,故这2个时期胁迫后复水与胁迫程度的加重,并未加剧对根系吸水的不良影响。图1表明,C₁-A在复水后7d根系吸水与B₁-A无明显差异,此后有2个峰值点还高于B₁-A的值。C₂-A在复水后相当长一段时间内恢复程度均低于B₂-A,但复水后第18d达到B₂-A的水平,此后还超过B₂-A,除此之外,发生在其他时期的胁迫复水后,重度水分胁迫下根系吸水不能达到或超过相应中度水分胁迫,C₃-A~C₆-A的根系吸水可恢复到对照的50%~72.1%,相应的B₃-A~B₆-A则恢复到对照的54.3%~80.6%,后者明显高于前者,水分胁迫程度的加重对根系吸水恢复有负面影响。早期水分胁迫后复水和胁迫程度的加重,对根系吸水的恢复不会造成不利影响,这一结果尚未见文献报道,出现这一结果的原因一是可能重度水分胁迫后复水产生的新根系比中度水分胁迫复水后产生的新根系多,进而导致根系吸水功能增强;二是2种胁迫条件下复水产生的根系在量上无差别,但重度水分胁迫下复水产生的根系活性大于中度水分胁迫后复水的根系活性,究竟是哪种原因所致,尚需由根重结果进一步验证。

2.4 水分胁迫下根系吸水与根重及籽粒产量的关系

表3显示,中度水分胁迫后复水B₁-A、B₂-A处理大于重度水分胁迫后复水C₁-A、C₂-A的最大根重,但相应的最大根系吸水并不能超过重度水分胁迫下的根系吸水,而中度水分胁迫下B₃-A~B₆-A根重小于重度水分胁迫下C₃-A~C₆-A根重,但根系吸水却超过后者,这说明经历过干旱胁迫的作物其根重大小已不足以表征根系吸水能力的大小。相关研究^[4]也显示根重与活跃吸收表面呈较高的负相关性,说明根系活力的高低并不在于物质在根中积累的多少,而在于利用;同时说明不同胁迫程度、不同胁迫时期复水所产生的根系活性不同,三叶~拔节期和三叶~孕穗期重度水分胁迫后复水产生的根系活性大于相应中度水分胁迫,这些处理才在根重较小下达到较高的根系吸水强度,其他时期重度水分胁迫后复水根系活性均不能超过相应中度水分胁迫处理。从复水前后根重增加幅度来看,除B₁-A外,中度水分胁迫后复水根重增幅小于重度水分胁迫后复水根重增幅,前者为0.05~0.09g/株间,后者为0.1~0.17g/株间,说明中度水分胁迫后复水根系吸水功能的恢复主要依赖于对原有根系活性的激发,新根的生长占次要地位,即中度水分胁迫对根系活性的抑制在复水后能释放出来,而重度水分胁迫下由于复水前根系基础差,故根系吸水的恢复主要取决于新根的增加,对失活根系的激发占次要地位。Green S. R.等^[9]曾指出胁迫后复水,新根的快速出现是吸水恢复的原因。但本研究根重与根系吸水的关系并不完全如此,只有在重度水分胁迫后复水,吸水的恢复才归因于新根的大量产生。Kramer P. J.^[14]指出胁迫期间根系吸水功能的下降,是因根毛或根系死亡及根系栓化作用增加所引起。本研究结果表明,中度水分胁迫不一定造成根系死亡,可能只是抑制根系活性,只有在重度水分胁迫下才会导致根系死亡,根系吸水的恢复才表现出依赖于根重的增加。表3还显示,任何时期、任何程度的水分胁迫都将使冬小麦籽粒产量下降,根系吸水与籽粒产量之间相关系数为0.82,在0.01置信水平下达到极显著相关性;而根干物质量与籽粒产量之间相关系数仅有0.63,远低于根系吸水与籽粒产量之间的相关性,因此胁迫后复水根系吸水功能的不可恢复,是制约冬小麦生产潜力发挥的重要因素之一。

表3 冬小麦最大根系吸水与根重及籽粒产量

Tab.3 The maximum root water uptake, root dry weight and grain yield

处 理 Treatments	最大根重/g·株 ⁻¹ Maximum root dry weight			最大根系吸水/mm·d ⁻¹ Maximum water uptake	籽粒产量/g·株 ⁻¹ Grain yield	处 理 Treatments	最大根重/g·株 ⁻¹ Maximum root dry weight			最大根系吸水/mm·d ⁻¹ Maximum water uptake	籽粒产量/g·株 ⁻¹ Grain yield
	复水后 After rewatering	复水前 Before rewatering	增 幅 Increment				复水后 After rewatering	复水前 Before rewatering	增 幅 Increment		
A	0.59	-	-	-	2.49	C ₁ -A	0.22	0.06	0.16	6.99	1.10
B ₁ -A	0.27	0.08	0.19	5.83	1.24	C ₂ -A	0.23	0.07	0.16	6.21	0.83
B ₂ -A	0.26	0.19	0.07	5.21	1.14	C ₃ -A	0.29	0.12	0.17	5.69	0.93
B ₃ -A	0.28	0.19	0.09	7.10	1.52	C ₄ -A	0.18	0.08	0.10	5.52	0.58
B ₄ -A	0.24	0.18	0.06	6.00	0.79	C ₅ -A	0.40	0.24	0.16	7.95	0.79
B ₅ -A	0.37	0.32	0.05	8.90	1.55	C ₆ -A	0.42	0.25	0.17	5.55	0.53
B ₆ -A	0.37	0.32	0.05	8.48	1.39						

3 小 结

本研究结果表明,早期水分胁迫后复水,冬小麦根系吸水的恢复程度比后期水分胁迫后复水的恢复程度低,胁迫的不利影响是不可逆转的,因此在作物实际生产过程中应尽量避免早期遭受干旱胁迫,以便将胁迫

对根系吸水功能的伤害降到最低限度。此外,复水后根系吸水强度与小麦籽粒产量有极好的相关性,表明胁迫解除后根系吸水功能的不可恢复是限制籽粒产量的重要因素,故复水后任何有利于根系吸水恢复的措施都将有利于小麦生产力的提高。水分胁迫程度的加重对根系吸水恢复的影响依不同胁迫时期而有所变化,起始于三叶期的水分胁迫,胁迫程度的加重不会加剧对根系吸水的不良影响,这是因为这些时期重度水分胁迫后复水产生的根系活性大于中度水分胁迫,其他时期的水分胁迫随胁迫程度加重对根系吸水的不良影响随之加大。不同胁迫程度下根系吸水恢复的方式不同,中度水分胁迫后复水,根系吸水功能的恢复主要依赖于对原有根系活性的激发,新根的生长占次要地位,重度水分胁迫下根系吸水的恢复主要取决于新根的增加,对失活根系的激发占次要地位。

参 考 文 献

- 1 张喜英,袁小良. 冬小麦根系吸水与土壤水分条件关系的田间试验研究. 华北农学报,1995,10(4):99~104
- 2 康绍忠. 作物缺水状况的判别方法与灌水指标的研究. 水利学报,1991(1):34~39
- 3 马元喜等. 小麦的根. 北京:中国农业出版社,1999. 136~153
- 4 孙守钧. 高粱冠限制及其引发的根冠互作. 干旱地区农业研究,2000,18(2):76~79
- 5 陈培元. 植物根系的生长和吸水过程及其影响因素. 旱地农业生理生态基础. 北京:科学出版社,1998. 110~126
- 6 Hsiao T. C. Plant response to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1973,24: 519~570
- 7 Feddes R. A., Kowalik P. J., Zaradny H. Simulation of field water use and crop yield. Wageningen: Center for Agricultural Publishing and Documentation, 1978
- 8 Montagu K. D., Woo K. C. Recovery of tree photosynthetic capacity from seasonal drought in the wet-dry tropics: the role of phyllode and canopy process in *Acacia Auriculiformis*. *Aust J. Plant Physiol*, 1999,26:135~145
- 9 Green S. R., Clothier B. E. Root water uptake by kiwifruit vines following partial wetting of the root. *Plant and Soil*, 1995,173:317~328
- 10 Dirksen C., Raats P. C. A. Water uptake and release by alfalfa roots. *Agron J*, 1985,77:621~626
- 11 Gregory P. J., McGowan M., Biscoe P. V. Water relations of winter wheat. 2. Soil water relations. *J Agric Res.*, 1978,91:103~111
- 12 Wraith J. M., Baker J. M., Blake T. K. Water uptake resumption following soil drought: a comparison among four barley genotypes. *J Exp Bot*, 1995, 46(288):873~880
- 13 Xu X., Bland W. L. Resumption and water uptake by sorghum after water stress. *Agron J*, 1993,85:697~702
- 14 Kramer P. J. Effects of wilting on the subsequent intake of water by plants. *Amer J. Bot*, 1950,37:280~284
- 15 Nulsen R. A., Thurtell G. W. Recovery of corn leaf water potential after severe water stress. *Agron J*, 1978,70:903~906